

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION A

zoologie

**biologie et écologie
animales**

4^e SÉRIE T. 11 1989 N° 3

Juillet-Septembre 1989

Section A : ZOOLOGIE

Directeurs : Pr E. R. BRYGOO et M. VACHON.

Rédactrice : P. DUPÉRIER.

Comité scientifique : R. C. ANDERSON (Guelph), M. L. BAUCHOT (Paris), J. CARAYON (Paris), A. CHABAUD (Paris), A. M. CLARK (London), Y. COINEAU (Paris), B. COLLETTE (Washington), J. DAGET (Paris), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris), J. DORST (Paris), C. DUPUIS (Paris), N. HALLÉ (Paris), C. HEIP (Gent), R. KILICK-KENDRICK (Ascot), Y. LAISSUS (Paris), R. LAURENT (Tucuman), C. LÉVI (Paris), H. W. LEVI (Cambridge, USA), C. MONNIOT (Paris), G. PASTEUR (Montpellier), R. PAULIAN (Ste Foy-la-Grande), P. PESSON (Paris), J. VACELET (Marseille), A. WARREN (Stockholm), P. WHITEHEAD (London).

Un Comité de rédaction examine tous les manuscrits reçus et nomme des rapporteurs.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La 1^{re} série (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La 2^e série (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La 3^e série (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (n^{os} 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, n^{os} 1 à 356 ; Sciences de la Terre, n^{os} 1 à 70 ; Botanique, n^{os} 1 à 35 ; Écologie générale, n^{os} 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, n^{os} 1 à 19.

La 4^e série débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

- pour les échanges, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60.
- pour les abonnements et achats au numéro, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
- pour tout ce qui concerne la rédaction, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 40-79-34-38.

Abonnements pour l'année 1989 (Prix h.t.)

ABONNEMENT GÉNÉRAL : 1575 F.

SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 900 F.

SECTION B : Botanique, *Adansonia* : 420 F.

SECTION C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 420 F.

SOMMAIRE — CONTENTS

C. MONNIOT. — Ascidies de Nouvelle-Calédonie. VI. Pyuridae et Molgulidae	475
<i>Ascidians from New Caledonia. VI. Pyuridae and Molgulidae.</i>	
J. HEALY. — Spermatozuogmata of <i>Abyssochryso</i> : ultrastructure, development and relevance to the systematic position of the Abyssochrysidae (Prosobranchia, Caenogastropoda).....	509
<i>Spermatozuogma d'Abyssochryso : ultrastructure, développement et rapports avec la position systématique des Abyssochrysidae (Prosobranchia, Caenogastropoda).</i>	
J.-L. JUSTINE. — Quatre nouvelles espèces de <i>Capillaria</i> (Nematoda, Capillariinae) parasites de Chiroptères du Gabon.....	535
<i>Four new species of Capillaria (Nematoda, Capillariinae), bat parasites from Gabon.</i>	
S. MORAND. — Deux nouveaux Nématodes Cosmocercidae parasites des escargots terrestres : <i>Cepaea nemoralis</i> L. et <i>Cepaea hortensis</i> Müller.....	563
<i>Two new Nematodes (Cosmocercidae) parasite of terrestrial snails : Cepaea nemoralis L. and Cepaea hortensis Müller.</i>	
J. RENAUD-MORNANT. — Espèces nouvelles de Florarctinae de l'Atlantique Nord-Est et du Pacifique Sud (Tardigrada, Arthrotardigrada)	571
<i>New species of Florarctinae from North Eastern Atlantic and South Pacific (Tardigrada, Arthrotardigrada).</i>	
M. L. I. JUDSON. — On the presence of <i>Chthonius</i> (C.) <i>halberti</i> Kew and <i>Chthonius</i> (C.) <i>ressli</i> Beier in France with remarks on the status of <i>Kewochthonius</i> Chamberlin and <i>Neochthonius</i> Chamberlin (Arachnida, Chelonethida, Chthoniidae).....	593
<i>Présence de Chthonius (C.) halberti Kew et de Chthonius (C.) ressl i Beier en France et remarques sur le statut de Kewochthonius Chamberlin et de Neochthonius Chamberlin (Arachnida, Chelonethida, Chthoniidae).</i>	
J.-P. MAURIÈS. — Révision des Stemmiulides : espèces nouvelles et peu connues d'Afrique (Myriapoda, Diplopoda)	605
<i>Revision of Stemmiulids : new and not very known species of Africa (Myriapoda, Diplopoda).</i>	

- J.-F. DAVID. — Le cycle biologique de *Chamaesoma brolemanni* Ribaut & Verhoeff, 1913 (Diplopoda, Craspedosomatida) en forêt d'Orléans (France) 639
The life-cycle of Chamaesoma brolemanni Ribaut & Verhoeff, 1913 (Diplopoda, Craspedosomatida) in the forest of Orleans (France).
- M. E. HENDRICKX. — *Glytoplax consagae* new species (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Panopeidae) from the Gulf of California, Mexico, with some notes on the distribution of *G. pugnax* Smith, 1870 649
Glytoplax consagae nov. sp. (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Panopeidae) du golfe de Californie, Mexique, et notes sur la distribution de G. pugnax Smith, 1870.
- J. H. STOCK. — Landhoppers (Amphipoda, Talitridae) of the genus *Orchestia* of the Canary Islands 659
Talitridae (Amphipoda) du genre Orchestia des îles Canaries.

Ascidies de Nouvelle-Calédonie

VI. Pyuridae et Molgulidae

par Claude MONNIOT

Résumé. — La famille des Pyuridae n'est représentée en Nouvelle-Calédonie que par onze espèces, la plupart vivant dans les zones portuaires. Une seule espèce est nouvelle, *Bolteniopsis pacificus*, qui vit dans des sables grossiers et représente la première espèce de ce genre trouvée dans le littoral tropical. Les Molgulidae ne sont représentées que par une espèce nouvelle.

Abstract. — The Pyuridae family is present in New Caledonia with eleven species only. *Bolteniopsis pacificus* is a new species, inhabiting coarse sand and represents the first species of this genus in tropical shallow waters. The Molgulidae family is only represented by a new species.

C. MONNIOT, UA 699 du CNRS, Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue Buffon, 75005.

Les grandes espèces de Pyuridae montrent une préférence écologique pour les zones à forts apports nutritifs. Ce sont souvent dans les ports qu'elles sont les plus abondantes grâce à leur résistance à la pollution et à l'agitation des eaux. Leur transport d'un port à l'autre par les navires fait qu'un certain nombre d'espèces sont cosmopolites. En Nouvelle-Calédonie la plupart des espèces vivent ensemble dans le port de Nouméa, sur les piliers des quais, sous les bouées et sur les chaînes d'ancres. Dans les milieux naturels, lagon, récifs, les Pyuridae sont beaucoup plus rares et sont souvent représentées par des populations clairsemées d'individus « maigres » alors que ceux des ports, que l'on peut qualifier de « gras », ont un manteau plus épais et des gonades plus développées. Ces différences sont parfois si importantes que nous avons dû figurer les deux types d'exemplaires.

Dans des sables grossiers, en arrière du récif barrière, nous avons décrit une petite Pyuridae sabulicole appartenant au genre *Bolteniopsis*. Cette espèce présente des adaptations parallèles à celles observées chez les Pyuridae sabulicoles de très petite taille d'Europe mais n'appartient pas à la même lignée. Dans le même milieu nous avons trouvé une petite Molgulidae qui peut aussi vivre fixée sur des supports divers. Il n'y a que très peu de Molgulidae en zone tropicale et l'espèce de Nouvelle-Calédonie présente des affinités avec des espèces subantarctiques ou antboréales.

Pour les Pyuridae, la faune de Nouvelle-Calédonie apparaît comme très appauvrie par rapport à la faune australienne avec laquelle elle présente de grandes affinités.

Famille des PYURIDAE

Bolteniopsis pacificus n. sp.

(Fig. 1)

TYPE : MNHN S2 BOL. B 17.

Cette espèce de 3 mm de diamètre vit libre dans le sédiment. Elle n'a été trouvée que par B. THOMASSIN dans le lagon ouest un peu au nord de Nouméa, au pied de la pente sous le vent du récif M'Ba, par 6 m de fond. Elle vit dans des bandes de sable grossier entre les pâtés coralliens de la pente et l'herbier du fond du lagon. L'épaisseur du sédiment est faible (5-10 cm) sur un fond induré.

L'animal se présente sous forme de petites sphères de 3 mm de diamètre, couvertes de grains de sable (fig. 1, A). Les deux siphons, peu saillants, sont marqués par quatre lobes pointus. On distingue quelques petites digitations sur la surface de la tunique. La tunique est mince et opaque. Les grains de sable sont fixés directement dessus, sans rhizoïdes.

Le manteau est très fin et laisse voir tous les organes par transparence, y compris les stigmates branchiaux. Chaque siphon possède sa musculature formée de fibres circulaires fines, parallèles, et de fibres longitudinales régulièrement espacées; on en compte une quarantaine au siphon buccal et une trentaine au siphon cloacal. Les fibres des deux systèmes ne s'anastomosent pas. Les tentacules sont situés sur un petit velum très antérieur dans le siphon buccal. Il y en a seize, de trois ordres, régulièrement alternés. Les plus grands sont situés en retrait par rapport aux plus petits. Ils sont courts et non ramifiés. Le bourrelet péricoronal est formé d'une seule lame saillante. Il est éloigné du cercle de tentacules et forme un V très prononcé dorsal (fig. 1, D). Le ganglion nerveux est allongé et situé à mi-chemin entre les siphons. La glande hyponeurale est située ventralement; son canal s'ouvre au fond du V par un orifice circulaire entouré d'une petite couronne de cellules différenciées. A droite de cette ouverture, on trouve une crypte (fig. 1, D) formée par le bourrelet péricoronal. Cette crypte largement ouverte est beaucoup plus visible que le tubercule vibratile. Le raphé est formé d'une lame mince peu élevée.

La branchie est très fine; elle possède six plis de chaque côté, le pli n° 2 étant réduit à un seul stigmate. On compte :

D. E. 2 3 3 3 1 3 R. 3 1 3 3 3 3 E. G.

Les plis formés de deux ou trois sinus présentent des papilles indiquant la possibilité de former un quatrième sinus. Les stigmates présentent un gradient antéro-postérieur de développement. La partie antérieure est formée de quatre rangées de stigmates spiralés formant des infundibula; la cinquième rangée est formée dans la partie ventrale (fig. 1, C) d'infundibula spiralés et dans la partie dorsale de fragments de protostigmates. Postérieurement se trouvent trois protostigmates. Les stigmates spiralés des quatre premiers rangs peuvent se cloisonner sous le pli sous la face postérieure de l'infundibulum, parfois surtout ventralement; le cloisonnement peut aussi s'effectuer antérieurement.

Le tube digestif est petit et forme une boucle fermée, l'anus étant proche de l'entrée de l'œsophage (fig. 1, B). L'œsophage étroit, courbé, donne accès à un estomac élargi dont la face dorsale est munie de papilles hépatiques. L'intestin présente des contractions dont l'une est

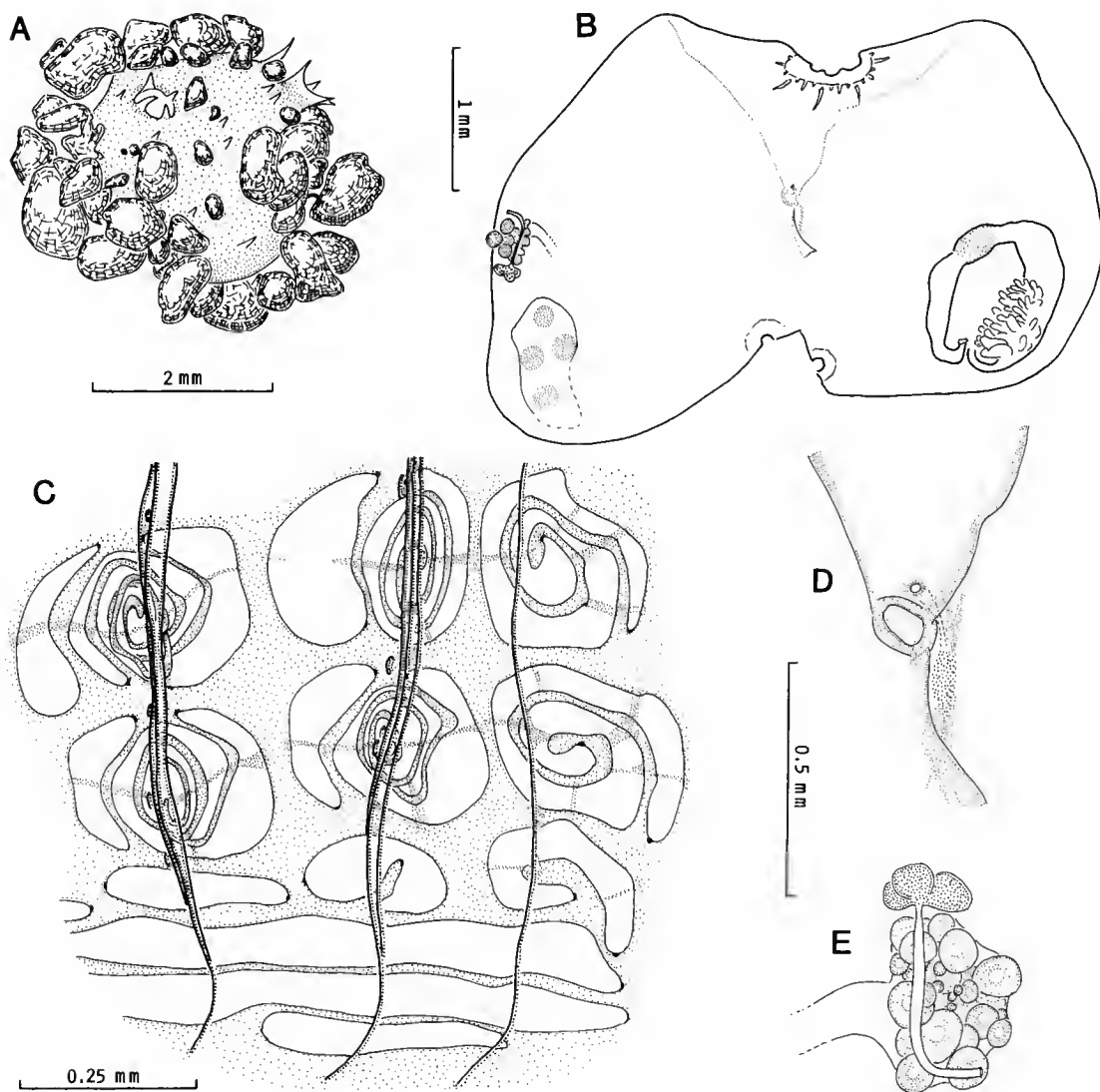


FIG. 1. — *Bolteniopsis pacificus* n. sp. : A, habitus ; B, exemplaire ouvert ; C, détail de la partie postéro-ventrale de la demi-branchie gauche ; D, région neurale ; E, gonades.

marquée par la présence de cellules prenant le colorant plus que celles des régions voisines. L'anus est rétréci et possède l'ébauche de quatre lobes.

Il n'y a qu'une seule gonade à droite (fig. 1, B, E) formée d'un petit testicule lobé et d'un ovaire massif. Le spermiducte court sur l'ovaire et se termine par une papille peu saillante. L'ovaire semble se prolonger par un oviducte large. Des œufs segmentés se trouvaient dans une

poche postérieure à la gonade. Nous n'avons pas pu mettre en évidence les relations entre l'oviducte et la poche incubatrice.

Il n'y a d'endocarpe ni sur la gonade si sur le manteau.

REMARQUES

Cette espèce appartient à la famille des Pyuridae par sa structure branchiale (les infundibula ne sont formés que d'un stigmate), sa musculature, sa glande hépatique et la présence de quatre lobes aux deux siphons.

Les grandes familles d'ascidies simples possèdent à la fois dans les grands fonds et dans les graviers littoraux de petites espèces paedomorphes dont la structure branchiale représente les premiers stades du développement des branchies des différentes familles. Chez les Pyuridae, ces espèces sont groupées en genres définis par les stades de complication successifs de la branchie, stades par lesquels passent les larves et les jeunes des espèces de ces genres paedomorphes. Les grandes espèces de Pyuridae sautent généralement ces stades dont les traces demeurent parfois chez des individus jeunes.

MONNIOT F. (1965) a décrit l'apparition des protostigmates de l'avant vers l'arrière, la formation des six premiers sinus longitudinaux, le cloisonnement des protostigmates entre ces sinus et le début de la spiralisation chez *Heterostigma gonochorica*. MONNIOT C. (1965) a complété cette étude en observant chez *Cratostigma*, *Bolteniopsis*, *Hartmeyeria* et *Pyura* la formation des infundibula, en définissant le mode de cloisonnement de la spirale stigmatique pour former les stigmates longitudinaux, et les lois de la formation des plis à partir des premiers sinus longitudinaux. Depuis cette époque, plusieurs espèces de *Heterostigma*, *Cratostigma* et *Bolteniopsis* ont été décrites, apportant la confirmation des observations précédentes. Un genre encore plus simplifié qui ne possède que des protostigmates, *Bathypyura* Monniot F., 1971, a été décrit de la plaine abyssale.

Le paedomorphisme de ces espèces se manifeste selon deux modalités : soit en conservant à l'ensemble de la branchie une structure simple, c'est le cas des *Bathypyura*, *Cratostigma*, *Hartmeyeria* et *Ctenyura*; soit en conservant le gradient antéro-postérieur de développement chez les genres *Heterostigma* et *Bolteniopsis*. C'est à ce dernier genre que l'espèce de Nouvelle-Calédonie est la plus apparentée.

Le genre *Bolteniopsis* ne comprenait que des espèces bathyales ou abyssales. Le type du genre *B. prenanti* Harant, 1927, vit dans l'Atlantique nord-est de 200 à 1000 m avec dans la Manche des populations isolées de 40 à 90 m. *B. sessilis* Monniot & Monniot, 1970, vit dans l'Atlantique nord vers 2000 m. Deux autres espèces, dont une seule a pu être nommée (*B. perlucidus*), vivent dans l'océan Indien, sur la pente de Mayotte, à 600 et 3400 m de profondeur. *B. pacificus* se distingue de toutes ces espèces par une structure branchiale beaucoup plus simple, avec des protostigmates non découpés, des infundibula peu développés, sans stigmates ni sinus longitudinaux entre les plis. Les autres espèces décrites ont une gonade de chaque côté et des endocarpes. Aucune n'est incubatrice.

B. pacificus par bien des aspects se rapproche des espèces interstitielles européennes du genre *Heterostigma* par l'absence des gonades à gauche et d'endocarpes, et par la présence d'une cavité incubatrice et de protostigmates non découpés. Mais il s'en distingue par la présence de plis longitudinaux.

Il est curieux de constater qu'à taille équivalente les espèces paedomorphes sont toutes

incubatrices lorsqu'elles vivent dans les graviers littoraux et toutes ovipares en mer profonde même si elles appartiennent aux mêmes genres. Les quatre *Bolteniopsis* profonds ne sont pas incubateurs mais l'espèce littorale *B. pacificus* l'est. Le seul *Heterostigma* profond, *H. melitensis* de Méditerranée, n'est pas incubateur alors que toutes les autres espèces du genre le sont.

***Microcosmus exasperatus* Heller, 1878**

(Fig. 2; pl. I, A)

SYNONYMIE ET RÉPARTITION : voir KOTT, 1985 : 348.

M. exasperatus vit dans toutes les mers chaudes et tempérées du globe, à très faible profondeur. En Nouvelle-Calédonie, l'espèce est abondante dans le port de Nouméa sur certains warfs et sous les bouées. Elle est plus rare mais toujours présente dans le fond du lagon et sur les récifs. Selon le lieu d'implantation, l'espèce acquiert une taille et un aspect différents. Nous décrivons un exemplaire du port de Nouméa et nous signalerons les différences observées dans d'autres milieux.

L'aspect est globuleux, régulier; les siphons sont peu saillants; à l'état contracté, on distingue une ride entre les siphons. L'animal est fixé par la face ventrale gauche. La coloration brun rougeâtre est plus foncée au niveau des siphons. La tunique possède quelques rides bien marquées; elle est coriace mais assez souple; il y a moins d'épibiotés que sur d'autres espèces dans le même milieu. La taille est d'environ 4 cm mais de très grands exemplaires peuvent dépasser 6 cm. La tunique est peu épaisse (1 à 1,5 mm) rose rougeâtre dans son épaisseur, plus rouge près des siphons et ne présente pas de couche interne molle. Les spinules (pl. I, A) sont présents sur la tunique réflexe. Ils apparaissent dressés; leur partie saillante mesure 100 à 150 μ m.

Le manteau est assez fin pour laisser deviner la forme des gonades et du tube digestif. Le bord des siphons est coloré en rouge, les muscles sont jaunâtres et forment un réseau régulier.

Les tentacules, une vingtaine de trois ordres, régulièrement disposés, sont insérés sur un petit anneau musculaire. Ils portent trois ordres de ramifications régulières. Le bourrelet péricoronal est formé de deux lames élevées; il décrit de petites ondulations au niveau des plis et un V prononcé dorsal. Le tubercule vibratile est gros, saillant, en forme de fer à cheval avec les cornes enroulées vers l'intérieur. L'aire pérityberculaire est couverte de fines papilles. Le raphé est lisse, peu élevé; il contourne l'entrée de l'œsophage.

La branchie possède en général neuf plis à droite et huit à gauche (parfois neuf et neuf ou neuf et dix); les plis les plus ventraux n'atteignent pas l'entrée de l'œsophage. On compte :

D. E. 3 12 5 20 5 24 6 23 5 24 6 27 8 22 6 20 6 23 3 R.

D. E. 4 15 2 20 3 22 4 23 4 24 5 25 4 25 5 24 5 23 2 R.

Les plis sont élevés et se recouvrent les uns les autres. Les sinus longitudinaux sont de même taille sur les deux faces du pli et entre les plis, si bien qu'il est difficile de les distinguer. Les plis se terminent progressivement près de l'entrée de l'œsophage et les sinus ne se transforment pas en papilles. On compte de quatre à huit stigmates allongés par maille, recoupés par un sinus parastigmatique. Le tube digestif (fig. 2, A) forme une boucle fermée avec une inflexion caractéristique de la branche descendante de l'intestin. Il est soudé au

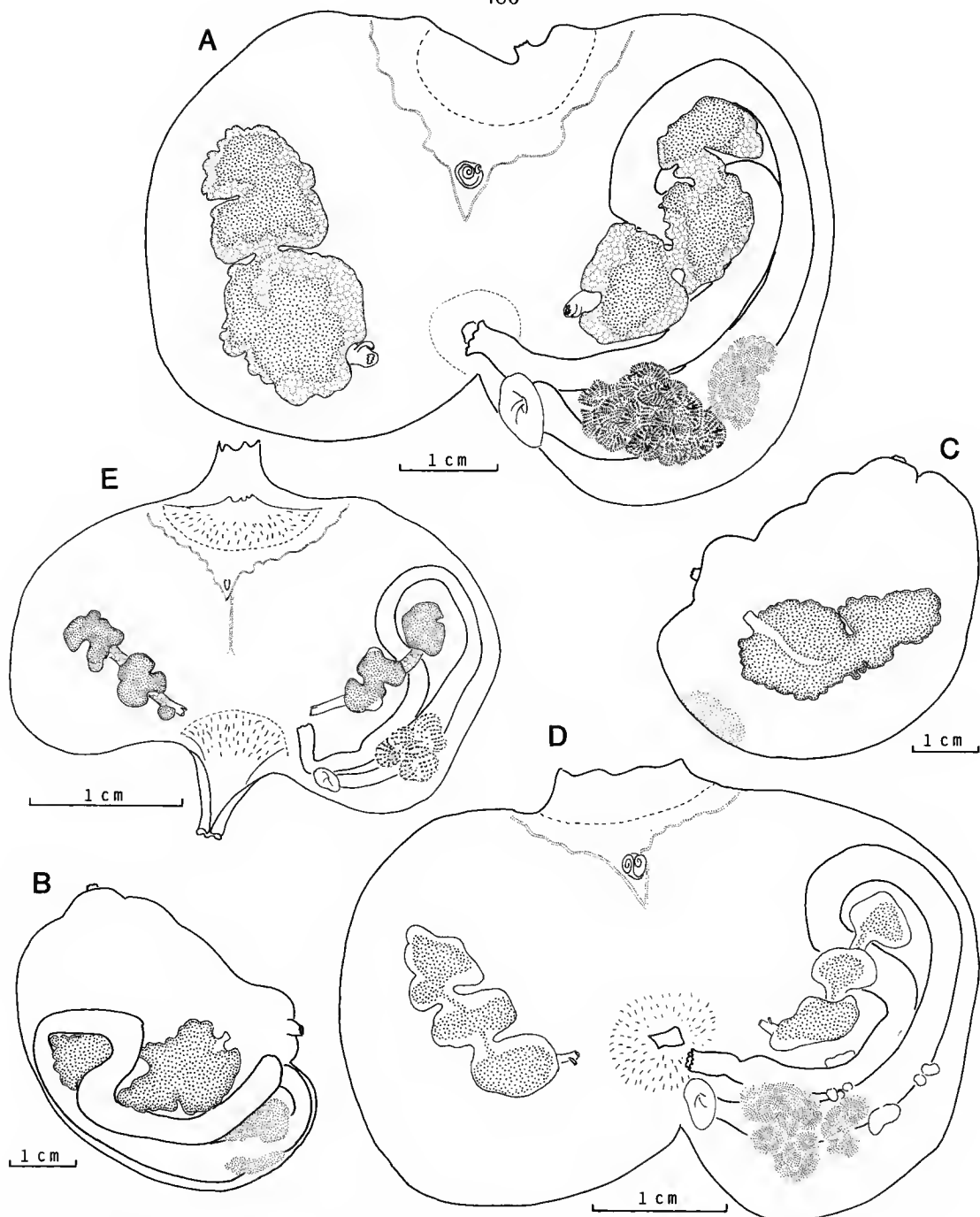


FIG. 2. — *Microcosmus exasperatus* Heller, 1878, A à C, exemplaire du port de Nouméa : A, exemplaire ouvert, B et C, faces gauche et droite; D, exemplaire du lagon; E, exemplaire du platier du récif barrière.

manteau sur toute sa longueur, sauf pour l'anus qui, lui, est soudé au raphé. L'estomac est élargi et possède une glande hépatique volumineuse, en deux parties, dont la première est la plus développée. Les deux masses sont couvertes de fines papilles. L'anus est lobé.

Il y a une gonade de chaque côté (fig. 2, A), formée chacune de trois lobes réunis par des canaux. Les papilles génitales sont courtes, séparées et s'ouvrent loin du siphon cloacal. La gonade gauche croise l'intestin sur le point de rebroussement de celui-ci.

Il y a quelques endocarpes qui prolongent les lobes des gonades. Les deux velums des siphons possèdent à leur base quelques petits tentacules digitiformes.

Une population trouvée dans le nord de la Nouvelle-Calédonie à 33 m de fond, au bord du Grand Passage, présente quelques différences. Les exemplaires sont moins colorés et portent plus d'épibiotés. La tunique est plus molle, le manteau possède une musculature plus mince. Les différences principales s'observent sur le tube digestif (fig. 2, D) qui est moins volumineux, avec une paroi très transparente et une courbure secondaire moins accentuée. Les gonades peu développées, mais fonctionnelles, sont entourées de grands endocarpes. Des endocarpes sont présents sur le tube digestif.

Un exemplaire de cette station contenait, dans sa cavité branchiale, une douzaine d'Amphipodes et, dans sa cavité cloacale à l'intérieur des plis branchiaux, de nombreux Copépodes immatures, de la famille des Notodelphyidae. Une telle disposition suggère un antagonisme entre Amphipodes et Copépodes. Généralement, les Copépodes vivent dans la cavité branchiale, les Amphipodes dans la cavité cloacale.

Les spécimens trouvés sur le platier du récif barrière, près de la passe de la Dumbéa, ne dépassent pas 1,5 cm. Ils sont rouge vif avec des siphons bien marqués. Le manteau est transparent et les gonades apparaissent en mauve. La structure interne (fig. 2, E) montre une réduction très nette de la courbure secondaire de l'intestin et de l'importance de la glande hépatique. La gonade apparaît formée d'un ovaire axial et de lobes contenant surtout des éléments mâles.

Le genre **PYURA**

Sept espèces de *Pyura* sont présentes en Nouvelle-Calédonie. A une exception près, elles vivent toutes sur les quais du port de Nouméa et sur les différents warfs, quais et bouées autour de la Nouvelle-Calédonie. Il est souvent impossible de les distinguer les unes des autres, en place, tant elles sont mélangées et couvertes des mêmes épibiotés. Certaines de ces espèces sont également présentes dans le lagon et sur le récif externe. Les sept espèces sont toutes connues d'Australie et de la région Indo-Malaise.

KOTT (1985) regroupe les *Pyura* en trois groupes principaux, dont deux seulement sont présents en Nouvelle-Calédonie, et en espèces isolées. Le groupe *irregularis* est ici représenté par *P. confragosa*, *P. sp. aff. confragosa* et *P. scortea*. Le groupe *albanyensis* (groupe *obesa* de KOTT, 1985)¹ comprend *P. vittata* et *P. albanyensis*. *P. sacciformis* et *P. momus* n'ont que peu de rapports avec les autres espèces.

1. Le binôme *Pyura obesa* sensu HARTMEYER, 1919, est préoccupé. *P. obesa* a été décrit par SLUITER (1912). Il s'agit d'une espèce antarctique qui a été retrouvée pour la première fois par KOTT (1971 : 60). *P. obesa* sensu HARTMEYER, 1919, n'a jamais été ni retrouvée ni recitée, même pas dans la faune d'Australie de KOTT (1952). La synonymie entre *P. obesa* sensu HARTMEYER, 1919, et *P. albanyensis* Michaelsen, 1927, décrite dans HARTMEYER et MICHAELSEN (1928) est tout à fait probable. Cette espèce et ce groupe d'espèces doit donc porter le nom de *Pyura albanyensis*.

LE « GROUPE *P. irregularis* »

Il est caractérisé selon KOTT (1985) par toute une série de caractères dont les plus importants sont : la taille des spinules, la structure des gonades formées de lobes hermaphrodites peu fixés au manteau et alignés plus ou moins régulièrement de part et d'autre des canaux génitaux, une boucle intestinale souvent ouverte, à courbure secondaire réduite et, sauf pour *P. elongata* et *P. scortea*, plus de six plis branchiaux.

***Pyura confragosa* Kott, 1985**

(Fig. 3, 4; pl. I, A, B)

C'est de beaucoup la *Pyura* la plus commune de la région de Nouméa. Elle se rencontre dans tout le lagon ; elle est particulièrement abondante dans les ports sur toutes les surfaces artificielles (piliers, warfs, bouées, etc.). Sa forme est variable et dépend beaucoup de son environnement. Elle est fixée par toute la face ventrale. Si le substrat est plat et les individus isolés, la forme est régulière avec le siphon buccal dans l'angle antérieur et le siphon cloacal aux deux tiers postérieurs ; la tunique est parcourue par de grandes rides et il existe une crête entre les siphons. Si le substrat est irrégulier ou si les exemplaires sont serrés les uns contre les

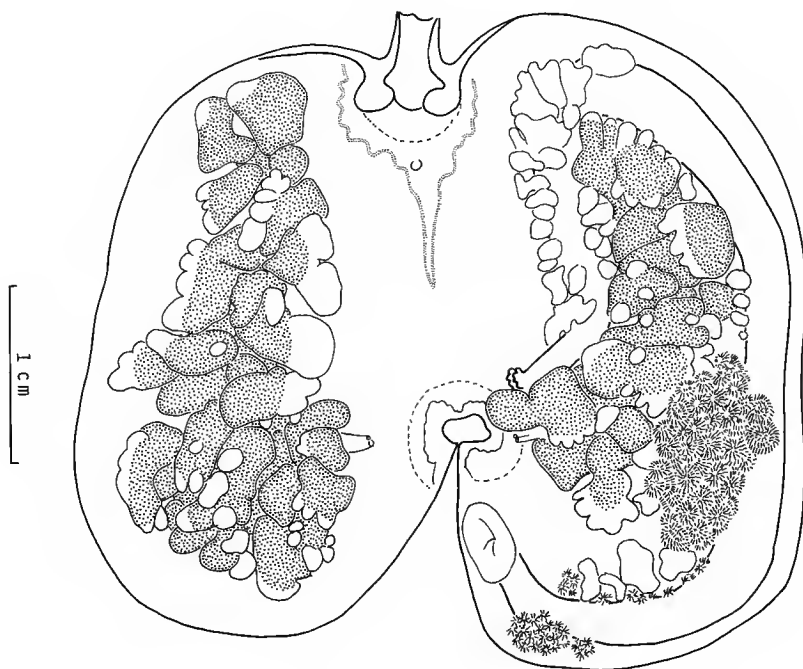


FIG. 3. — *Pyura confragosa* Kott, 1985 : exemplaire à gonades très développées.

autres, la forme varie : les siphons deviennent peu visibles, les rides de la tunique sont irrégulières et souvent la crête axiale est peu visible. Dans tous les cas les siphons sont courts et presque invisibles chez les animaux contractés. Chez l'animal vivant les siphons sont rouges. La tunique varie du brun clair à un brun violacé très foncé en passant par des exemplaires rouges. Il y a souvent des épibiotes. La tunique est épaisse de 2 à 3 mm et très coriace. La tunique réflexe dans les siphons est d'un blanc crayeux. Les spinules couvrent toute la tunique réflexe. Ils sont dépourvus de pointes (pl. I, B) et enroulés en cornet. Contrairement aux spinules de la plupart des *Pyuridae*, ils possèdent une surface granuleuse (pl. I, C) visible à fort grossissement.

La musculature est bien développée sur les siphons et sur les flancs mais elle est très faible sur la face ventrale. A ce niveau, le manteau est mince et brunâtre, presque noir, alors que les masses musculaires sont jaunes. Les muscles sont plus développés chez les individus isolés que chez les spécimens agglomérés.

Les tentacules sont insérés sur un très fort anneau musculaire. Il y en a seize grands de trois ou quatre ordres et deux ordres supplémentaires de beaucoup plus petits. Les grands tentacules sont peu ramifiés : une dizaine de digitations parfois divisées sur chaque face du tentacule. Le bourrelet péricoronal forme des orbes au niveau de l'insertion des plis et un V très prononcé dorsal (fig. 3, 4). Le tubercule vibratile est en général simple, en forme de C ou de U, parfois divisé en deux. Il est peu saillant et se situe dans la partie supérieure du V formé par le bourrelet péricoronal. Le raphé est long, constitué par des languettes courtes, serrées les unes contre les autres et implantées sur un très gros vaisseau sanguin.

La plupart des spécimens possèdent huit plis de chaque côté, le pli le plus ventral étant bien développé. Chez les petits exemplaires, on trouve parfois sept plis. Certains exemplaires, qui ne sont pas forcément les plus grands, possèdent, comme le décrit KOTT (1985), neuf plis, le plus ventral étant alors rudimentaire. Chez un exemplaire moyen on compte :

D. R. 1 15 2 23 2 25 2 28 2 27 2 27 2 23 2 25 1 R.

G. E. 1 16 2 25 2 25 2 27 2 28 2 28 2 23 2 23 1 R.

Les plis sont très rapprochés. Les sinus entre les plis appartiennent à la face dorsale du pli suivant. En effet, le sinus le plus ventral de chaque pli est plus développé que les autres. Les plis se terminent d'une manière abrupte contre l'entrée de l'œsophage. Il y a cinq à huit stigmates allongés par maille entre les plis. Il n'y a pas de sinus parastigmatiques.

Le tube digestif forme une boucle ouverte qui couvre une grande partie de la face gauche. La courbure secondaire est nulle ou très faible (fig. 3, 4). L'œsophage est long. La masse principale de la glande hépatique est située entre le tiers et le milieu de la branche ascendante du tube digestif. La glande hépatique est constituée d'un lobe antérieur situé à droite de l'endostyle, d'une série de petits lobes (fig. 3) (qui ne sont pas toujours présents (fig. 4, A)) et d'un très gros lobe saillant formé d'amas de papilles digitiformes. La paroi de l'intestin est mince. Le rectum, indépendant du manteau et du raphé, se termine par un anus rétréci à lobes généralement retroussés.

La gonade droite possède une structure caractéristique bien visible chez les individus jeunes (fig. 4, A) ou à gonades peu développées (fig. 4, B), mais beaucoup plus difficile à mettre en évidence chez des individus très mûrs (fig. 3). Les canaux génitaux se divisent en deux branches, l'une antérieure plus développée, l'autre postérieure. Ovaires et testicules sont groupés en lobes saillants, souvent ramifiés ou subdivisés, et faiblement liés au manteau. La

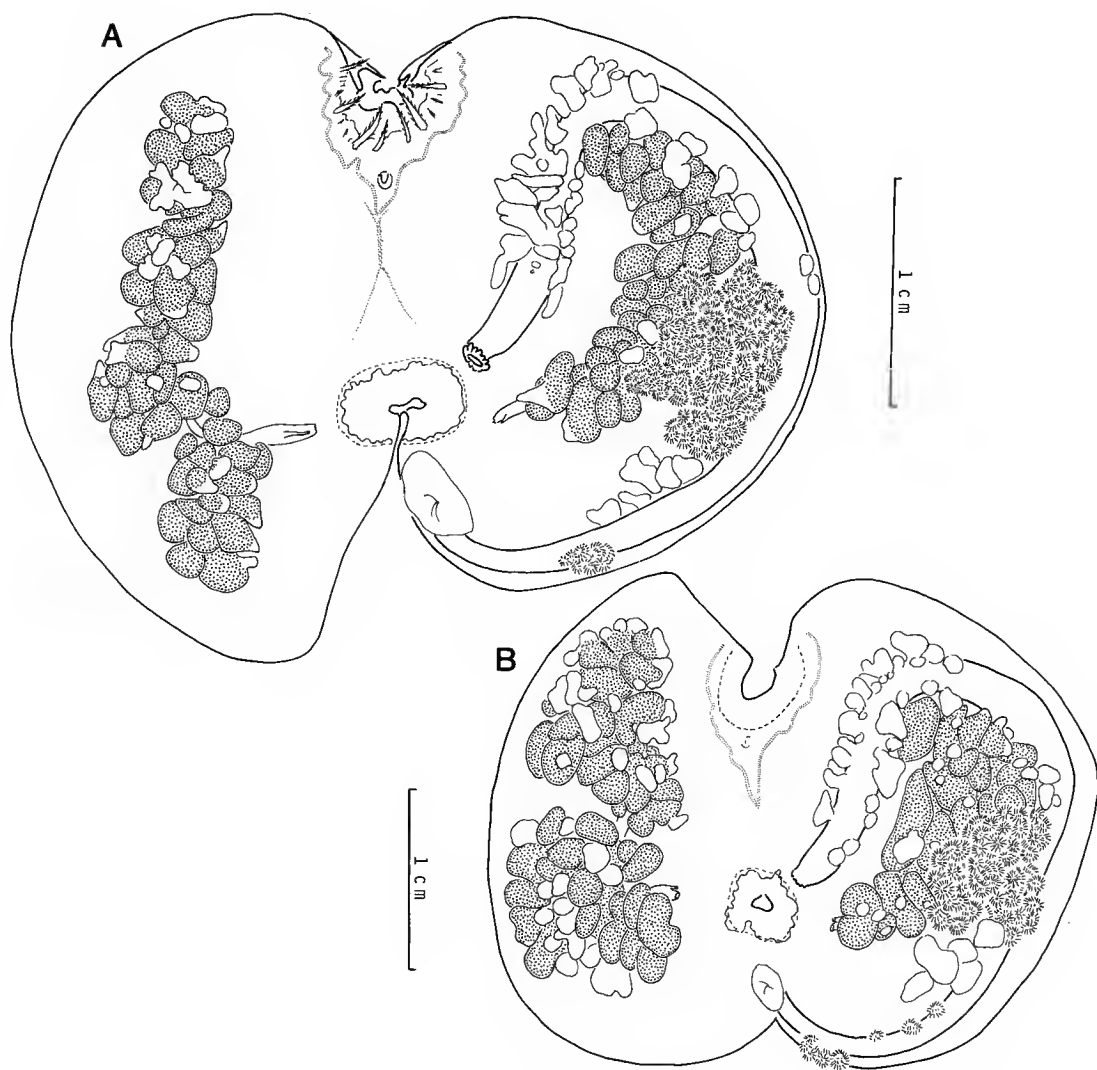


FIG. 4. — *Pyura confragosa* Kott, 1985 : A, exemplaire jeune du port de Nouméa; B, petit exemplaire du lagon.

gonade gauche, de structure normale, est située dans la boucle intestinale; elle l'occupe en entier chez les individus âgés et suit la branche ascendante chez les jeunes.

Les endocarpes sont liés aux lobes des gonades et ne sont présents que sur les lobes les plus saillants. Il y en a aussi sur la branche descendante de l'intestin et en avant de la glande hépatique sur l'œsophage. Le siphon cloacal possède un velum court et un très fort sphincter analogue à celui du siphon buccal.

REMARQUES

L'espèce de Nouvelle-Calédonie est très proche de *Pyura confragosa* Kott, 1985, de la côte du Queensland. Elle n'en diffère que par un point : chez les exemplaires australiens, KOTT, signale que la glande hépatique est formée d'un seul organe pédonculé situé au milieu de la branche ascendante du tube digestif. KOTT (1985) accorde de l'importance à ce caractère pour distinguer *P. confragosa* de *P. irregularis* mais n'en tient pas compte pour d'autres espèces, par exemple pour *P. fissa* (p. 302) (le type de l'espèce n'a qu'un seul lobe, les autres exemplaires en possèdent plusieurs). Malheureusement, aucune allusion n'est faite à la gonade droite qui, à notre sens, est le caractère le plus important de cette espèce. *P. confragosa* est aussi caractérisée par la position de sa gonade gauche qui est éloignée des deux branches du tube digestif.

La tunique d'un exemplaire récolté dans la baie de la Dumbéa contenait une Modiole de 4,5 cm de long.

Pyura sp. aff. confragosa Kott, 1985

(Fig. 5; pl. I, D)

Un seul exemplaire a été trouvé à l'extérieur du grand récif près de la passe de la Dumbéa. La taille est de 5,5 × 5,5 cm; l'exemplaire vivait couché, fixé par toute sa face ventrale. La tunique, brun clair uniforme, est parcourue de grosses rides. Les siphons sont portés par de grosses protubérances tuberculées. La partie dorsale de la tunique est hérissée de petits poils. Il n'y a que peu d'épibiotés. La tunique est coriace, rigide et blanche dans toute sa masse; la couche interne très mince est bistre. Son épaisseur est variable et peu atteindre 3 mm. Les spinules sont de même type que ceux de *P. confragosa* (pl. I, D).

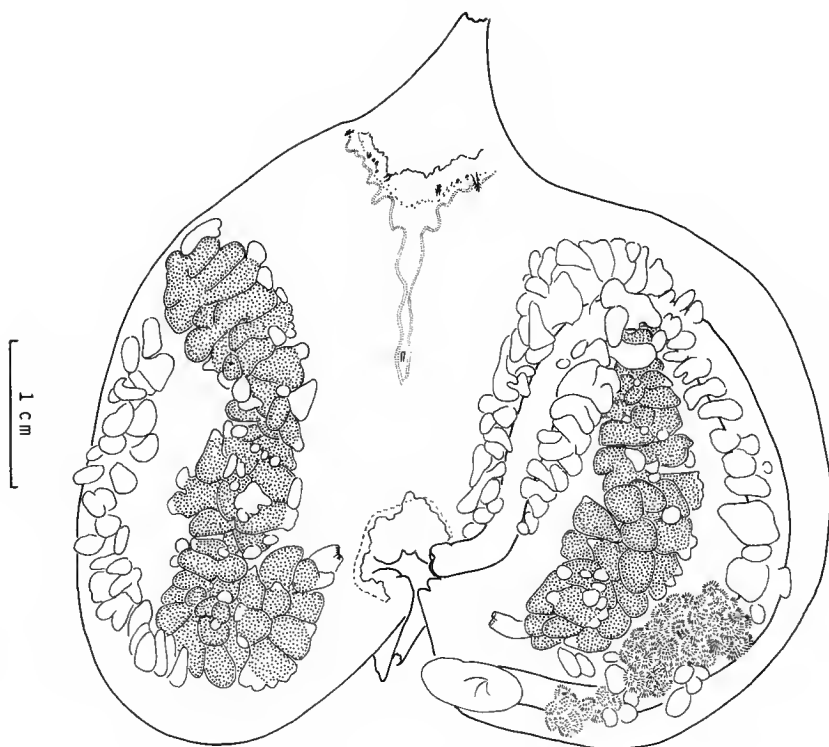
Le manteau blanchâtre, bistre sur les siphons, est peu épais et laisse deviner la forme des gonades et du tube digestif. La musculature régulière est formée de rubans parallèles larges mais peu épais.

Le siphon buccal possède un velum fin et très grand. Les tentacules sont très peu développés chez l'individu observé. On en compte une dizaine de petits de 1 à 2 mm, régulièrement disposés, portant deux à cinq ramifications de premier ordre. A la base du velum, en arrière des tentacules ramifiés on trouve une ligne de petites digitations. Le bourrelet péricoronal forme des ondulations très marquées au niveau des plis et un V très profond (fig. 5). Le tubercule vibratile est situé tout au fond du V; il est petit, plat et en forme de fer à cheval, ouvert postérieurement. Le raphé court est formé de languettes coniques, pointues, disposées à gauche d'un espace imperforé, parcouru par des rides correspondant aux sinus transverses droits. Ces rides sont assez irrégulières et parfois interrompues.

On compte dix plis de chaque côté, dont le dernier à gauche n'est présent que dans la partie dorsale :

D. E. 2 10 4 18 4 18 5 19 5 25 5 25 4 28 3 28 3 23 2 17 2 R.

Les plis sont élevés et se recouvrent les uns les autres. Ils sont brusquement coupés au niveau de l'entrée de l'œsophage et les sinus longitudinaux se transforment en papilles pointues. Les plis sont dissymétriques et les sinus longitudinaux situés entre les plis sont les

FIG. 5. — *Pyura* sp. aff. *confragosa*.

sinus dorsaux du pli. Les mailles entre les plis sont transversales et contiennent jusqu'à dix stigmates alors qu'il n'y en a que cinq ou six sur les plis. Sur les plis, les stigmates sont allongés et régulièrement recoupés par un sinus parastigmatique ; entre les plis, les rangées de stigmates se recoupent et les sinus parastigmatiques deviennent interstigmatiques. De ce fait, les stigmates entre les plis sont courts et non recoupés par un sinus parastigmatique.

Le tube digestif (fig. 5) forme une boucle ouverte à courbure secondaire peu marquée. Il débute par un œsophage rectiligne qui débouche dans un estomac peu ou pas élargi. La glande hépatique est formée de trois lobes : deux petits antérieurs et un grand postérieur. Chacun est constitué d'amas de papilles denses. La glande n'a pas de coloration particulière. L'intestin est soudé au manteau ; sa paroi est mince, avec un aspect marbré dû à des accumulations cellulaires. Le rectum court, indépendant du manteau, se termine par un anus vaguement quadrilobé.

Les gonades (fig. 5) sont formées de nombreux lobes peu liés au manteau mais solidement fixés sur l'axe de la gonade qui ne contient que les canaux génitaux. La gonade droite est sinueuse mais, contrairement à ce que l'on observe chez *P. confragosa*, les papilles s'ouvrent à l'extrémité de la gonade. La gonade gauche n'est pas sinueuse. Les papilles épaisses s'ouvrent nettement en retrait de l'anus.

Il y a de très nombreux endocarpes situés sur les lobes de gonades, sur le cœur et sur tout

le pourtour du tube digestif. Ils sont particulièrement bien développés sur les deux faces de la branche descendante de l'intestin. Le siphon buccal est entouré par un fin velum implanté sur un cercle.

REMARQUES

Le seul exemplaire dont nous disposons diffère de *P. confragosa* par d'assez nombreux caractères : allure et couleur du manteau, présence d'endocarpes sur le cœur et anus à quatre lobes. La structure de la gonade droite et la place du tubercule vibratile, si elles se révélaient constantes, auraient une plus grande importance. L'emplacement du tubercule vibratile rapprocherait l'exemplaire de Nouvelle-Calédonie de *P. irregularis* (Herdman, 1882), de Tasmanie et de Bass Strait, mais *P. irregularis* ne possède que sept-huit plis et surtout beaucoup moins de lobes aux gonades (huit à dix de chaque côté des canaux génitaux).

***Pyura scortea* Kott, 1985**

(Fig. 6; pl. I, E)

Pyura scortea Kott, 1985 : 324, fig. 159 — Ouest de l'Australie.

C'est une espèce de grande taille (8 × 5 × 4 cm) avec de gros siphons saillants non rétractiles. L'animal est solidement fixé au substrat par sa face ventrale gauche. La tunique est ridée; sa surface est presque lisse et elle porte peu d'épibiotés. Autour des siphons on trouve une zone tuberculée. La coloration générale est rougeâtre avec des siphons rouge vif. La tunique est épaisse de 2 à 3 mm mais n'est pas très rigide. Elle est blanche dans sa masse mais se colore en rouge autour des siphons. La couche interne est fine, résistante, et se détache facilement. La tunique réflexe dans les siphons est rouge vif et nous n'y avons pas trouvé de spinules. Le manteau est uniformément brun clair dans le formol. La musculature est formée de rubans nets longitudinaux et d'une couche continue régulière de muscles circulaires qui cache entièrement la structure interne. Les spinules sont peu visibles et ne se rencontrent que dans la partie tout à fait supérieure de la tunique réflexe, presque sur les siphons. Ils sont petits (pl. I, D), largement espacés les uns des autres, mais présentent le même aspect en cornet dépourvu de pointe que ceux des autres espèces du groupe.

Les siphons sont grands et peu musclarisés; il y a seulement un fort anneau musculaire saillant à leur base. On compte seize grands tentacules foliacés de trois ordres. Ils portent des ramifications aplaties de premier ordre avec parfois quelques petits boutons de second ordre. Ils sont larges, buissonnants et ferment complètement le siphon. Entre eux on en trouve de très petits irrégulièrement développés. Le bourrelet péricoronal forme des ondulations au niveau des plis et un V dorsal prononcé. Il est proche du cercle de tentacules. Le tubercule vibratile est situé au fond du V; il est peu saillant. Le raphé est formé de languettes pointues, coniques, jointives à leur base, implantées sur la marge gauche d'une large bande imperforée, plus large que la longueur des languettes.

Il y a six plis branchiaux de chaque côté. On compte chez un spécimen de 8 cm un nombre équivalent de sinus à droite et à gauche :

E. 12 26 12 26 10 31 10 32 8 27 14 25 5 R.

Les plis sont élevés, fins et se recouvrent les uns les autres. Ils sont brusquement coupés au niveau de l'entrée de l'œsophage et les sinus longitudinaux se transforment en papilles courtes. Entre les plis on compte six à huit stigmates par maille, avec rarement un sinus parastigmatique ; sur les plis on en trouve quatre à six, souvent avec des sinus parastigmatiques.

Le tube digestif (fig. 6) forme une boucle simple sans courbure secondaire (l'aspect du tube digestif (fig. 6, A et C) est exclusivement lié à la contraction du corps car le rectum n'est pas soudé au manteau mais lié au raphé). L'œsophage débouche dans un estomac peu élargi avec une vaste glande hépatique en un seul lobe. La glande, blanc jaunâtre, est en forme de chou-fleur avec des diverticules courts et serrés, hérissés de petites papilles. L'intestin isodiamétrique se termine par un anus béant à bord lisse.

Les gonades (fig. 6) sont formées d'un petit nombre de lobes situés de part et d'autre des canaux génitaux. Les lobes sont saillants, fixés au manteau par les canaux et quelques brides.

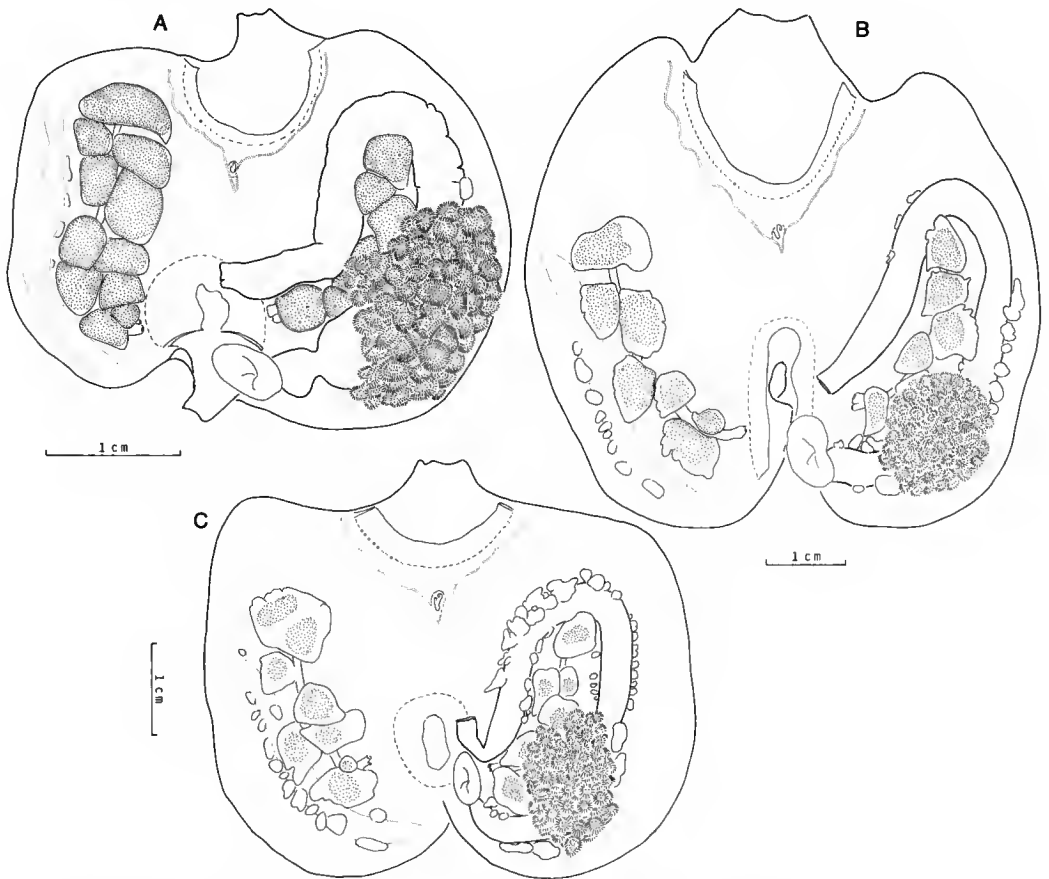


FIG. 6. — *Pyura scortea* Kott, 1985 : A, exemplaire avec gonades très développées du port de Nouméa ; B, exemplaire du lagon (chenal de l'îlot Maître) ; C, exemplaire de la pente externe (ouest de l'île des Pins).

La partie femelle est interne et entourée de toutes parts par les acini testiculaires. Oviducte et spermiducte débouchent ensemble par de grosses papilles très courtes situées en retrait de l'anus.

Les endocarpes sont, chez les exemplaires du port de Nouméa, très peu développés (fig. 6, A). On remarque quelques zones sur les gonades ne contenant pas de produits génitaux, un endocarpe sur la boucle intestinale et quelques très petits sur le cœur. Si l'on sort du port où les eaux sont très chargées en matière organique, les spécimens de *P. scortea* sont d'une taille équivalente mais leurs gonades ont moins de lobes et de produits génitaux (fig. 6, B, îlot Maître; fig. 6, C, ouest de l'île des Pins). Par contre les endocarpes sont plus développés non seulement sur les gonades mais aussi sur le tube digestif et le cœur.

Les exemplaires du lagon ont une musculature plus faible que ceux du port, ce qui permet de voir les gonades par transparence. Les tentacules sont moins longs et moins branchus et leur longueur ne dépasse pas le demi-diamètre du siphon. La glande hépatique est moins développée et la disposition du rectum peut varier.

REMARQUES

Cette espèce se rapproche de *P. scortea* Kott, 1985, par tous ses caractères sauf les endocarpes dont KOTT signale l'absence. Nos exemplaires les plus développés n'ont pratiquement pas d'endocarpes (fig. 6, A) et, sans examen attentif et coloration, il est difficile de mettre en évidence les petits endocarpes présents sur le tube digestif et le cœur.

LE « GROUPE *P. albanensis* »

Le groupe *P. albanensis* est né des éclatements successifs des synonymes de *P. vittata*. Ce nom a été utilisé par de nombreux auteurs et plusieurs espèces ont été à un moment ou à un autre mises en synonymies avec *P. vittata*. MONNIOT C. (1983) en a dressé la liste. A cette époque, j'estimais comme probable la synonymie de l'espèce pacifique *P. curvigona* Tokioka, 1950. Les récoltes de *P. vittata* en Polynésie française et à Nouméa confortent cette hypothèse.

Je pensais également que l'espèce du Pacifique sud-ouest *P. albanensis* Michaelsen, 1927 était très proche sinon identique à *P. vittata*. La récolte de cette espèce en Nouvelle-Calédonie montre qu'il s'agit d'une espèce différente qui se distingue de *P. vittata* par de nombreux détails dont le plus important est l'absence de dilatation de l'intestin postérieur.

La synonymie des deux espèces s'établit comme suit :

Pyura vittata (Stimpson, 1852)

Pour les exemplaires atlantiques voir MONNIOT C., 1983 : 1030.

Pour les exemplaires pacifiques :

- = *Pyura curvigona* Tokioka, 1950 : 147, fig. 22, pl. 10, fig. 4-5 — îles Palao; 1967 : 199, fig. 88-89 — îles Palao; MILLAR, 1975 : 313, fig. 90-91 — Indonésie; TOKIOKA et NISHIKAWA, 1975 : 339, fig. 37-40 — Okinawa; KOTT, 1985 : 296, fig. 143a-b, 144 — West Australia, Queensland.
- non *Pyura curvigona*; KOTT et GOODBODY, 1982 : 539 — Hong Kong [= *P. sacciformis*].
- = *Pyura vittata*; MONNIOT et MONNIOT, 1987 : 125 — Tahiti.

Pyura albanensis Michaelsen, 1927

- = *Pyura obesa* non Sluiter, 1912, Hartmeyer, 1919; 14, pl. 1, fig. 4-5 — Australie (cap Jaubert); KOTT, 1985 : 315, fig. 154a-b, 155 — ouest et sud de l'Australie, Queensland.
- = *Pyura albanensis* Michaelsen, 1927 : 193 — ouest de l'Australie (Albany); KOTT, 1986 : 80 — Queensland.
- = *Pyura vittata*; TOKIOKA, 1950 — îles Palao; 1952; 135, fig. 27 — mer d'Arafura; KOTT, 1964 : 142 — mer d'Arafura, Queensland; 1966 : 300 — Queensland (Townsville); 1972a : 37 — sud de l'Australie; 1972b : 242. — Queensland; HARTMEYER et MICHAELSEN, 1928 : 435, fig. 53 — West Australia.
- = *Pyura scoresbiensis* Kott, 1972a : 36, fig. 57-59 — sud de l'Australie; 1972b : 187; 1975 : 14 — Victoria; 1976 : 78.

A cette synonymie il faut peut-être ajouter *Pyura karasboja* (Oka, 1906), espèce japonaise qui ne possède pas d'élargissement de l'intestin postérieur, et que OKA (1932), puis TOKIOKA considéraient comme synonyme de *Pyura vittata* à la suite de l'erreur commise par VAN NAME (1921) (dans cette publication, VAN NAME a utilisé un dessin représentant *Pyura munita* comme figuration de *Pyura vittata*). Une synonymie complète de cette espèce japonaise a été publiée par MONNIOT C. (1983 : 1032).

***Pyura vittata* (Stimpson, 1852)**

(Fig. 7; pl. I, F)

Le corps est globuleux, solidement fixé sur le substrat par de larges expansions de la tunique. Le plus grand spécimen (figuré) mesure 5,5 cm de long. Le corps est en partie recouvert d'épibiontes. La tunique est tuberculeuse, brunâtre dans le formol. Les siphons ne sont pas saillants. Ils sont marqués sur la tunique par des spinules iridescentes; ceux-ci sont très serrés à l'ouverture du siphon, et s'écartent les uns des autres sur un anneau de tunique entouré par les tubercules de la tunique. Sur la tunique réflexe, les spinules ne sont disposés que sur la partie distale. Ils sont très grands (100 à 150 μ m) et disposés presque parallèlement à la surface de la tunique réflexe (pl. I, F). La tunique a une consistance de cuir; elle est blanche dans son épaisseur qui atteint 2 à 3 mm. La couche interne est fine, molle et forme une peau contenant de nombreux granules pigmentaires jaunâtres ou brunâtres; elle se détache facilement.

Dans le formol, le manteau est translucide et laisse voir les gonades qui sont pigmentées en blanc crème. Les muscles sont rougeâtres. La musculature est formée de bandes nettes dans la partie dorsale, qui se divisent ventralement pour former un champ de fibres parallèles perpendiculaires à l'endostyle. La musculature circulaire est moins développée que la musculature longitudinale.

On compte environ seize tentacules de quatre ordres alternés. Les plus grands atteignent 5 mm et portent de chaque côté une dizaine de ramifications aplaties. Ces ramifications sont frangées par de petits tubercules. Chez un exemplaire plus petit, les grands tentacules, au nombre d'une dizaine, ne portent que très peu de ramifications et sont séparés par de petites digitations. Le bourrelet péricoronal est situé très près du cercle de tentacules et de la branchie. Il forme des ondulations au niveau des plis et un V peu prononcé dorsal. Le tubercule vibratile est saillant, en fer à cheval avec les cornes enroulées vers l'intérieur. Le raphé est formé de

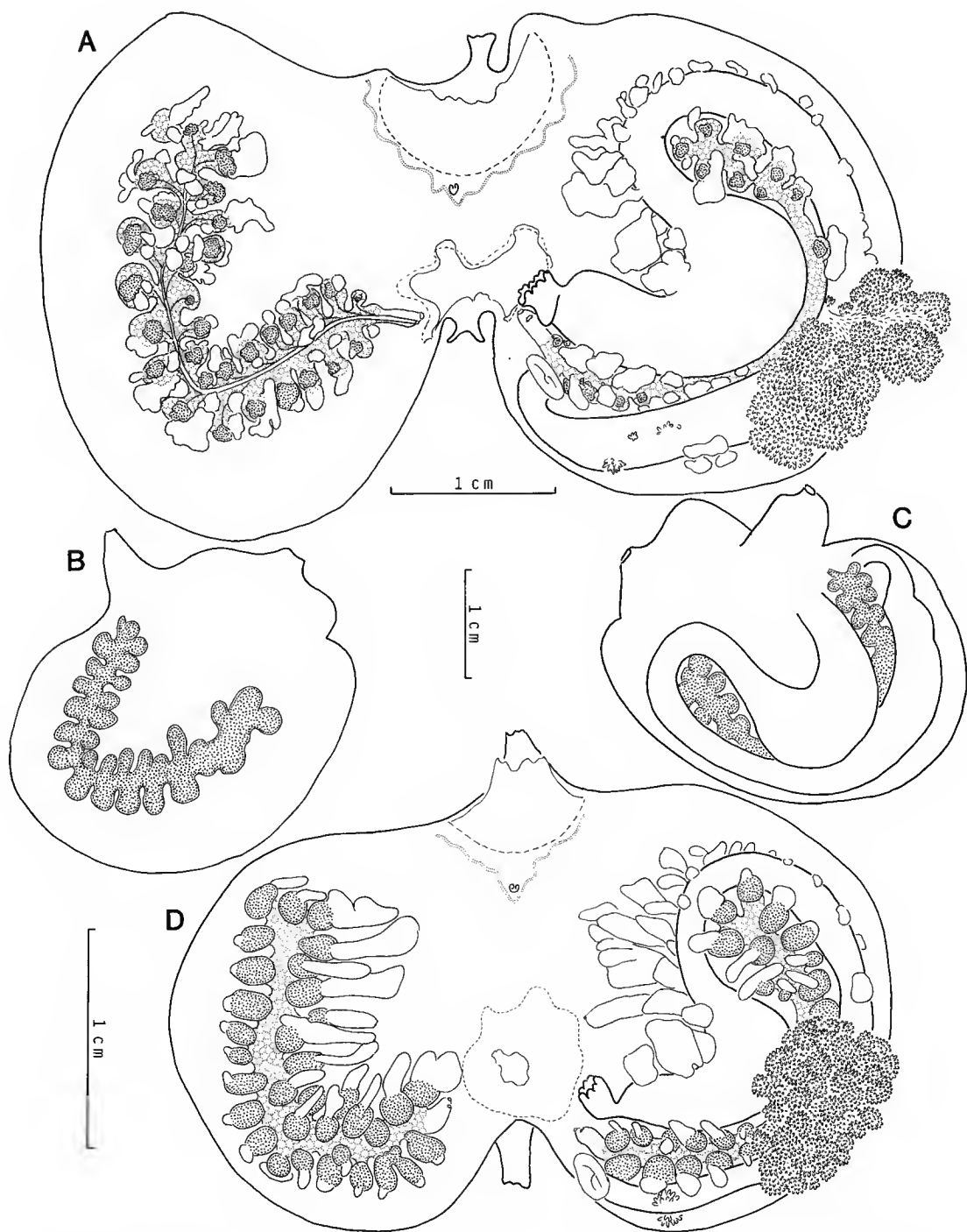


FIG. 7. — *Pyura vittata* (Stimpson, 1852) : A, exemplaire ouvert du Rocher à la Voile; B et C, faces droite et gauche du même; D, exemplaire du fond du lagon.

languettes coniques, longues et pointues. Elles sont très serrées et se touchent les unes les autres.

La branchie est fine et non pigmentée : elle est formée de six plis élevés de chaque côté, se recouvrant les uns les autres. On compte chez un exemplaire de 5,5 cm à droite :

E. 8 18 8 21 10 22 12 28 8 23 5 26 5 R.

Au niveau de l'entrée de l'œsophage, les plis se terminent brusquement, les sinus longitudinaux se transformant en papilles. On compte de six à huit stigmates allongés par maille, aussi bien entre que sur les plis. Les sinus parastigmatiques sont rares. Au sommet des plis on distingue des spirales stigmatiques.

Chez un exemplaire de 3 cm, le nombre de sinus est moins important :

E. 6 13 5 17 5 18 5 19 4 18 5 13 4 R.

Les plis ventraux sont repliés sur eux-mêmes, l'axe du pli venant en contact avec la face dorsale du pli.

Le tube digestif (fig. 7, A, D) débute par un œsophage assez long qui se poursuit par un estomac un peu élargi à paroi mince. La glande hépatique est formée d'un très petit lobe antérieur, incolore, situé à droite de l'endostyle, et d'un très gros lobe pédonculé, en chou-fleur, de couleur verte. Entre les deux on trouve quelques petites digitations, ou un petit lobe incolore (fig. 7, A), qui représentent les vestiges des lobes intermédiaires. L'estomac débouche progressivement dans l'intestin. L'intestin postérieur est très dilaté (fig. 7, A, D). Le rectum court, non soudé au manteau, se termine par un anus béant possédant quelques lobes peu marqués.

Il y a une gonade de chaque côté, formée d'un ovaire tubulaire qui émet des lobes de part et d'autre de son axe. Chaque lobe est hermaphrodite ; la partie femelle est externe, la partie mâle, peu développée dans l'exemplaire figuré (fig. 7, A), est interne. Chez un petit exemplaire (fig. 7, D) dont la gonade est peu développée, la partie mâle recouvre tout le lobule. Chaque lobe émet un spermiducte fin qui vient se jeter dans un spermiducte large situé sur la face interne de l'ovaire. Oviducte et spermiducte s'ouvrent ensemble par une papille courte près du siphon cloacal, un peu en retrait de l'anus.

Il y a de grands endocarpes sur les gonades et autour du tube digestif, surtout à l'extérieur de la branche descendante de l'intestin. Il n'y a pas d'endocarpes indépendants. Les deux siphons possèdent un grand velum.

***Pyura albanensis* Michaelsen, 1927**

(Fig. 8; pl. II, A, B)

Quelques spécimens de cette espèce ont été trouvés en Nouvelle-Calédonie dans des milieux différents. L'aspect des gonades, du tube digestif et surtout des endocarpes est très différent, aussi avons-nous figuré et décrit les trois spécimens.

Spécimen de grande taille fixé sur la pente du lagon (ouest de l'île des Pins, 23°36.3'S-167°14.2'E, 20-60 m) (fig. 8, A-C; pl. II, A)

L'exemplaire mesure 5 × 5 × 5 cm. Il était fixé par une partie réduite de sa face ventrale. Les deux siphons sont saillants et proches l'un de l'autre (2 cm). La partie ventrale de la

tunique est jaunâtre; la coloration devient brun rougeâtre sur les flancs et brune sur les siphons. La tunique est parcourue de quelques rides dues à la contraction. Les siphons sont entourés de tubercules saillants. Lorsqu'ils sont contractés les siphons s'ouvrent dans une petite dépression. Les lobes des siphons sont recouverts de spinules iridescentes (pl. II, A). La tunique est épaisse de 3 à 4 mm, blanche et molle dans son épaisseur. La couche interne de la tunique est jaunâtre, gélatineuse et se détache facilement. La tunique réflexe est colorée en brun rouge.

Le manteau, très peu pigmenté, est translucide. Il laisse nettement voir par transparence gonades et tube digestif. Les muscles, régulièrement disposés, sont blanchâtres. La musculature radiaire est disposée plus régulièrement que la musculature transverse qui est formée de rubans plus minces.

Le velum buccal est élevé: sa marge est entière. Les tentacules sont peu nombreux (seize de trois ordres), longs, pourvus de digitations latérales longues rarement bifides. Le bourrelet péricoronal forme des ondulations au niveau des plis et un V dorsal peu accentué; il est très proche du cercle de tentacules. Le raphé est long et formé de languettes longues, fines et pointues, implantées à gauche d'une large bande imperforée.

Il y a six plis de chaque côté, relativement bas et ne se recouvrant pas les uns les autres. On compte à droite :

E. 10 23 10 24 11 24 12 23 14 23 13 23 6 R.

Les plis se terminent brusquement au niveau de l'entrée de l'œsophage par une lame imperforée, prolongée par des papilles correspondant aux sinus longitudinaux. A droite du raphé, entre celui-ci et le troisième ou quatrième sinus longitudinal, la branchie ne présente que de très rares perforations, alors qu'à gauche, les stigmates sont normaux au contact du raphé. Les mailles sont carrées et contiennent cinq à sept stigmates allongés entre les plis et deux à trois sur les plis, toujours recoupés par des sinus parastigmatiques.

Le tube digestif (fig. 8, A, C) forme une grande boucle régulière qui occupe la plus grande partie de la face gauche. Les deux branches sont parallèles. L'œsophage est long; il débouche dans un estomac peu élargi. La glande hépatique est formée de deux parties: de petits lobes incolores avec des papilles digitiformes, situés sur l'œsophage, et une grosse masse formée d'amas pédonculés de papilles courtes et pigmentées en vert. L'intestin est isodiamétrique, soudé au manteau sur toute sa longueur. Le rectum est également soudé au manteau jusqu'à une distance de l'anus inférieure au diamètre de celui-ci. L'anus présente quatre lobes très plats.

Les gonades (fig. 8, A) sont formées d'un ovaire en boudin central, émettant des diverticules latéraux couverts d'acini testiculaires. Les lobes sont disposés irrégulièrement et certains peuvent être situés sur l'ovaire. Les papilles génitales sont grosses et s'ouvrent près du siphon cloacal au niveau de l'anus.

Il y a de très nombreux endocarpes sur les lobes des gonades, tout autour du tube digestif et sur le cœur. Le siphon cloacal est fermé par un grand velum dont l'implantation est irrégulière.

Forme de petite taille vivant sur le sédiment (fig. 8, D; pl. II, B)

Ce spécimen se présente sous la forme d'une sphère de 12 mm de diamètre un peu aplatie, fixée par la face ventrale sur un petit morceau de corail mort posé sur le sédiment. Il a été

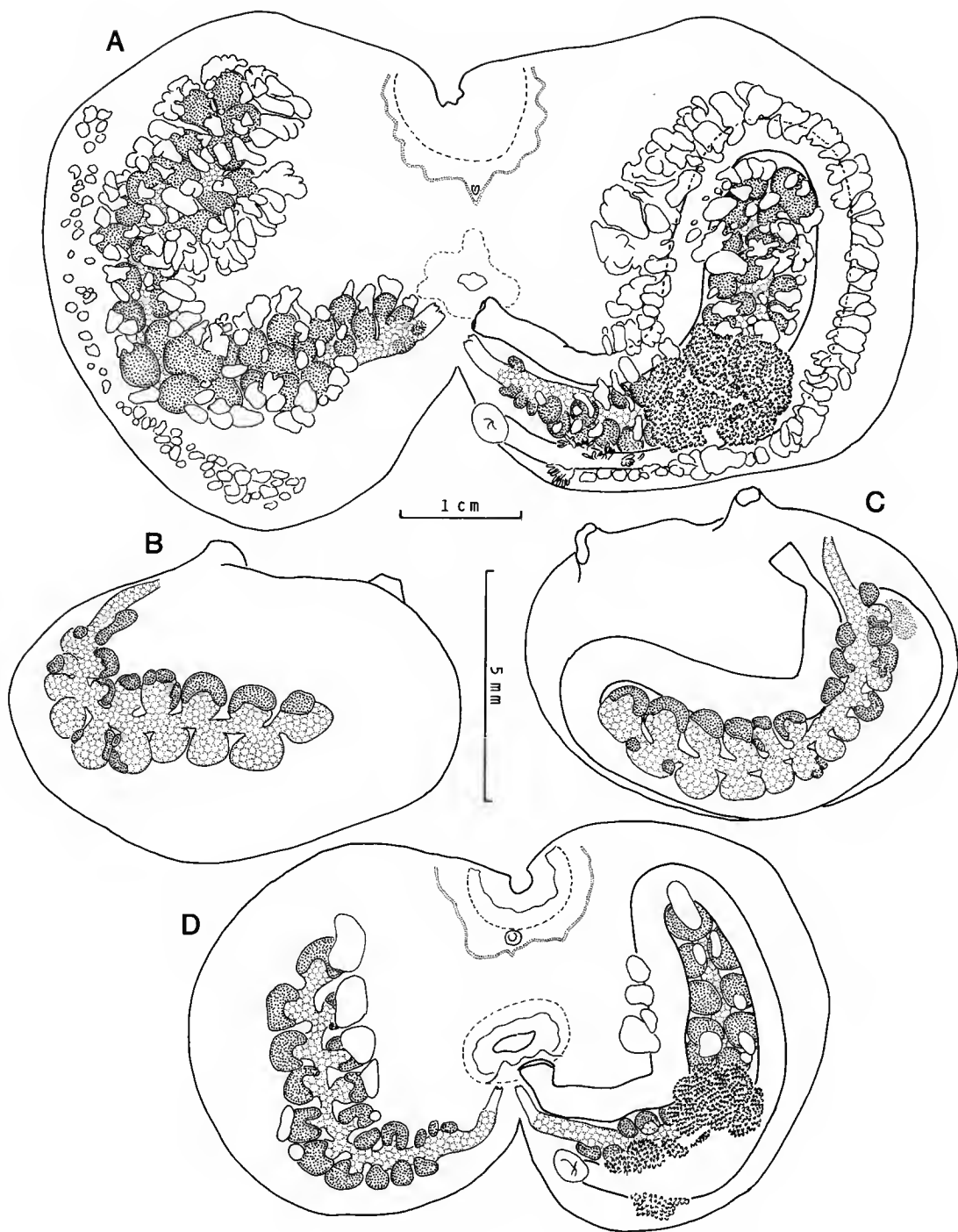


FIG. 8. — *Pyura albanyensis* Michaelsen, 1927 : A, exemplaire de l'ouest de l'île des Pins ; B et C, faces droite et gauche du même ; D, exemplaire couvert de sable du lagon.

trouvé dans le lagon à l'ouest de Nouméa entre l'îlot Goéland et le récif barrière (10 m). La tunique est imprégnée de sable. Les deux siphons, un peu saillants, s'ouvrent l'un près de l'autre; ils sont aussi couverts de sédiment et possèdent des lobes indistincts. La tunique possède deux couches; l'une épaisse imprégnée de sédiment, l'autre mince blanchâtre, membraneuse, et qui contient des granules jaunâtres. Les spinules sont du même type que ceux de l'exemplaire de l'île des Pins mais leur taille est moins importante (pl. II, B).

Le manteau mince laisse voir les organes par transparence. La musculature est formée de fibres régulières. Les siphons sont colorés en jaune d'or, les gonades sont un peu rosées et la glande hépatique est brune. On compte de vingt à vingt-cinq tentacules de trois ou quatre ordres avec une douzaine de ramifications primaires obtuses, portant quelques boutons de second ordre. Le bourrelet péricoronal ne forme ni ondulations ni V dorsal net (fig. 8, D). Le tubercule vibratile a une ouverture en U dirigée vers l'avant sur un bouton saillant. Le raphé est assez long et formé de languettes courtes.

Il y a six plis de chaque côté. On compte :

D. E. 3 12 3 16 4 18 2 15 3 15 3 14 2 R.

G. E. 4 13 3 17 3 17 3 18 3 15 3 15 4 R.

La hauteur des plis est un peu inférieure à la distance entre les plis. On compte de quatre à six stigmates peu allongés par maille entre les plis et deux à trois sur les plis. Il y a en général des sinus parastigmatiques.

Le tube digestif (fig. 8, D) présente une double courbure accentuée. L'œsophage court donne accès à un estomac élargi. La glande hépatique comprend deux parties nettes; l'antérieure située de part et d'autre de l'endostyle est formée de touffes de lobes allongés; l'intestin occupe la plus grande partie de la face gauche. Le rectum, court, non soudé au manteau, se termine par un anus élargi à deux lobes.

Les gonades (fig. 8, D) comprennent un ovaire tubulaire qui émet des ramifications dans les lobules latéraux. On en compte une vingtaine à droite et un peu moins à gauche. La partie mâle est limitée à la face apicale des lobules. Les canaux génitaux s'ouvrent côte à côte, un peu en retrait de l'anús.

Les endocarpes sont limités aux lobes des gonades et à la bordure dorsale de l'intestin postérieur. Il n'y a aucun endocarpe sur le manteau. Les deux siphons sont munis d'un velum dont la marge est marquée par un muscle circulaire. En outre, au siphon cloacal, on trouve une lame fine qui forme un véritable tablier sous les papilles génitales et l'anús.

Trois exemplaires de cette espèce, trouvés sur les pentes des sea mounts de la rive de Norfolk, au sud de la Nouvelle-Calédonie, ont été décrits (MONNIOT & MONNIOT, *sous presse* : fig. 19, D-E). Ils sont caractérisés par un tube digestif réduit, des gonades mal développées avec peu de produits génitaux et surtout un très grand développement des endocarpes qui occupent une grande partie de l'espace disponible entre la branchie et le manteau. La réduction du tube digestif et des gonades ainsi que le développement des endocarpes sont des modifications morphologiques que l'on observe souvent chez les Pyuridae, les Styelidae et les Ascidiidae littorales qui peuvent vivre en profondeur.

REMARQUES

Cette espèce ressemble beaucoup à *P. vittata* et n'en diffère réellement que par l'absence de la dilatation de l'intestin postérieur. Tous les autres caractères sont peu importants et les différences observées entre les espèces pourraient correspondre à une variabilité.

L'existence de la dilatation de l'intestin semble être un caractère constant que l'on observe même chez les très petits individus de *P. vittata* et ceci dans toute l'aire de répartition de l'espèce. Chez d'autres espèces de Pyuridae ou d'Ascidiidae, ce caractère a été considéré comme spécifique.

***Pyura sacciformis* (Drasche, 1884)**

(Fig. 9; pl. II, C)

SYNONYMIE ET RÉPARTITION : voir KOTT, 1985 : 321, fig. 157a-c, 158, pl. 7, c; MONNIOT & MONNIOT, 1987 : 123, fig. 149.

Les plus grands exemplaires mesurent 6 cm. Ils étaient fixés sur des surfaces verticales en compagnie de *Microcosmus exasperatus* et de *Pyura confragosa* dont ils se distinguent par la tunique rougeâtre un peu plus molle. La tunique est parcourue de grosses rides. Les siphons rétractiles s'ouvrent au centre d'une couronne de tubercules saillants. Il n'y a pas de spinules visibles de l'extérieur. L'animal est fixé par la face ventrale gauche. La tunique est couverte d'algues calcaires et de bryozoaires. Elle est épaisse de 2 à 4 mm, de couleur blanche; la couche interne se détache facilement; elle est résistante. Le manteau ne possède de muscles rougeâtres que dans la partie dorsale; la partie ventrale molle est envahie par des corpuscules blanc jaunâtre qui la rendent totalement opaque. Les siphons se terminent par huit lobes pointus, alternés, longs et courts; ils contiennent des amas internes de pigment orange. La glande neurale fait saillie dorsalement et tranche par sa couleur jaune sur le rouge des muscles. Les spinules ne sont présents que dans la partie distale de la tunique interne. Ils sont trapus (pl. II, C), dressés et relativement éloignés les uns des autres.

On compte environ vingt-quatre tentacules de trois ordres, portant des ramifications coniques de deux ordres, peu nombreuses. Ils se disposent sur un fort anneau musculaire. Le bourrelet péricoronal forme des ondulations au niveau des plis et un grand V très prononcé, dorsal. Le tubercule vibratile est saillant et, chez les grands spécimens, il a tendance à présenter des ouvertures accessoires (fig. 9). Le raphé est formé de languettes pointues courtes, disposées sur un vaisseau saillant.

Il y a six plis de chaque côté. On compte à droite :

E. 5 10 6 16 4 20 4 20 4 25 3 16 3 R.

Les plis sont élevés et se recouvrent les uns les autres. Au niveau de l'entrée de l'œsophage, les plis sont coupés brusquement et les sinus longitudinaux se transforment en papilles. La taille des sinus sanguins est variable; ceux qui sont situés entre les plis sont beaucoup plus larges. Les sinus transverses sont gros et font nettement saillie dans la cavité cloacale. Dans toute la partie dorsale de la branchie, les sinus transverses émettent des digitations pointues

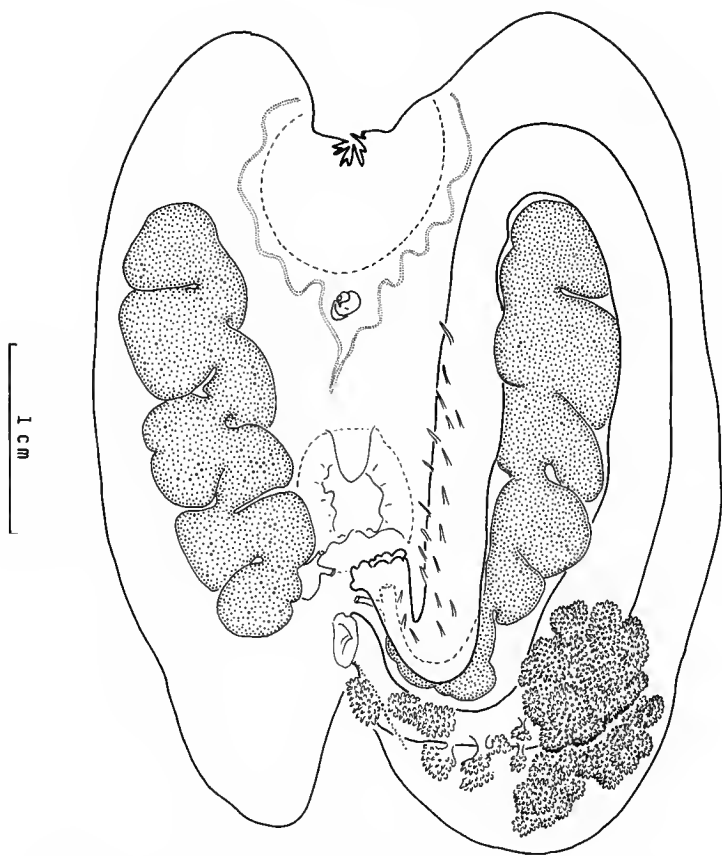


FIG. 9. — *Pyura saccifformis* (Drasche, 1884), du port de Nouméa.

distinctes des ponts dermato-branchiaux. Des papilles analogues se rencontrent sur la branche descendante de l'intestin. Nous n'avions pas observé cet aspect chez les exemplaires polynésiens. Les mailles branchiales sont irrégulières et contiennent, entre les plis, de cinq à dix stigmates courts, souvent recoupés par des sinus parastigmatiques.

Le tube digestif (fig. 9) occupe la plus grande partie de la face gauche. L'œsophage, très court, donne accès à un estomac élargi. La glande hépatique est formée de nombreux lobes. Il y a un lobe à droite, très près de l'entrée de l'œsophage, puis deux lignes parallèles de lobes situés sur l'estomac, les derniers étant les plus développés. Les lobes sont pédunculés et en forme de chou-fleur. L'intestin est isodiamétrique. Le rectum est soudé au manteau et l'anus possède des lobes plats irréguliers. Le rectum est contigu à l'entrée de l'œsophage.

Les gonades sont formées d'un boudin sinueux (fig. 9); les œufs jaunâtres sont internes; les acini testiculaires blanc rosé sont externes. La coloration est en grande partie masquée par les pigments du sang. Les canaux génitaux débouchent près du siphon cloacal par des papilles divergentes.

Il n'y a pas d'endocarpes ni sur les gonades ni sur le tube digestif.

REMARQUES

Nous n'avons pas observé chez ces exemplaires les spicules calcaires décrits par NISHIKAWA (1980) au Japon.

En Nouvelle-Calédonie cette espèce n'a été trouvée que dans la région de Nouméa, dans le port et sur les bouées de la plage de la baie des Citrons, alors qu'en Polynésie cette espèce est non seulement abondante dans le port mais aussi présente dans le lagon sans modifications morphologiques. Il s'agit probablement d'une espèce importée par la navigation. Dans le port de Papeete, *P. sacciformis* représente l'espèce dominante. A Nouméa elle est rare et largement supplantée, dans les mêmes biotopes, par *P. confragosa*.

Pyura momus (Savigny, 1816)

SYNONYMIE ET RÉPARTITION : voir KOTT, 1985 : 338, pl. 7e.

Cette espèce très polymorphe se rencontre dans tout le lagon et à l'extérieur, jusqu'à une centaine de mètres de profondeur. Pour des exemplaires adultes, la taille peut varier de 0,5 cm, dans le cas d'individus du récif ou des parties sédimentaires du lagon, à plus de 8 cm dans le port de Nouméa.

Sur les sea mounts et sur la pente externe de Nouvelle-Calédonie vit une petite espèce sabulicole *Pyura* sp. qui se distingue de *P. momus* par la structure de sa gonade.

Halocynthia hispida (Herdman, 1881)

(Fig. 10; pl. II, D)

Halocynthia cactus; VASSEUR, 1967 : 144, pl. 6, fig. 24-26, pl. 8, fig. 34-35 — Nouvelle-Calédonie, baie de Saint-Vincent.

L'unique spécimen de cette espèce a été trouvé aux îles Loyauté dans le lagon de l'atoll de Beautemp-Beaupré (station MUSORSTOM 6 DW 431 20°22.2'S-166°10.0'E), par 21 m de profondeur. Il mesure 1,7 cm de haut et était fixé par le tiers postérieur de la face gauche. Contracté, il présente un aspect globuleux, mais il devait être cylindrique en extension. Les siphons sont saillants et proches l'un de l'autre. La tunique est orange rouge, un peu plus claire dans la partie postérieure. L'ensemble de la surface est couvert de petits tubercules portant une couronne de cinq à neuf petites épines rouges (pl. II, D). Un peu partout sur le corps, on trouve de petites papilles transparentes portant une couronne de petites épines au sommet et un verticille à mi-hauteur (pl. II, D). Ces papilles sont plus denses et plus élevées entre les siphons et peuvent alors avoir deux verticilles. Les siphons portent quatre lobes saillants avec un bouquet d'épines longues de 2 à 3 mm, verticillées mais possédant moins d'épines que les papilles du corps (fig. 10, B). La tunique est mince, coriace et colorée en rose dans son épaisseur. La couche interne se détache facilement, elle est molle et contient des granules rosâtres. Le manteau est rouge clair, avec des muscles puissants uniformément répartis sur tout

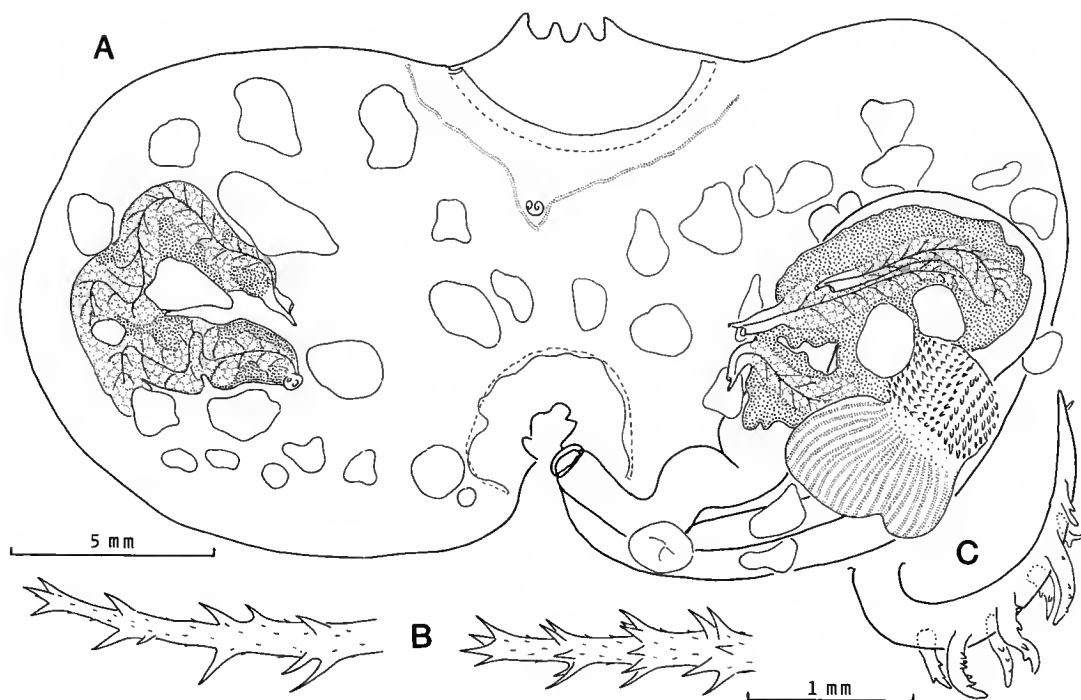


FIG. 10. — *Halocynthia hispida* (Herdman, 1881) : A, exemplaire ouvert; B, épines des siphons; C, tentacule.

le corps, sauf sous la boucle intestinale. La musculature longitudinale du siphon buccal est de beaucoup la plus développée.

Il y a environ vingt-quatre tentacules de deux ordres implantés sur un anneau musculaire saillant. Ils ont une forme très particulière (fig. 10, C). Les ramifications de premier ordre sont disposées de part et d'autre de l'axe du tentacule et dirigées postérieurement. Le bourrelet péricoronal forme un V net dorsal; il est éloigné du cercle de tentacules et formé de deux lames élevées. Le tubercule vibratile est saillant. Le raphé est long et formé de languettes pointues correspondant aux sinus transverses gauches. A droite on trouve une lame imperforée parcourue par des crêtes prolongeant les sinus transverses. Sur ces crêtes se trouvent des papilles pointues, plus courtes que celles du raphé, et qui doublent celui-ci sur sa droite.

La branchie est formée de huit plis complets de chaque côté et d'un neuvième peu développé et uniquement présent dans la partie antérieure du corps. On compte à gauche :

R. 1 13 3 15 3 17 3 17 3 17 3 16 2 12 3 12 3 5 1 E.

Les plis sont élevés et se recouvrent les uns les autres. Au niveau de l'entrée de l'œsophage les plis s'abaissent progressivement sans que les sinus longitudinaux forment de papilles. Les mailles sont allongées transversalement; on compte entre les plis de six à dix stigmates par maille, trois à cinq sur les plis, recoupés par un sinus parastigmatique.

Le tube digestif débute par un œsophage long. L'estomac est élargi et formé de deux

parties nettes, séparées par un étranglement (fig. 10, A). La partie antérieure de la glande hépatique apparaît formée de sillons parallèles, alors que la partie postérieure est formée de lignes de papilles pointues. L'intestin forme une boucle régulière. Le rectum est assez long et soudé au raphé. L'anus est bilobé.

Les gonades sont typiques du genre *Halocynthia* (fig. 10, A), formées d'ovaires tubulaires parallèles mais réunis dans leurs parties postérieures. Les testicules sont situés autour et extérieurement par rapport à l'ovaire à droite, alors qu'à gauche les acini testiculaires ont tendance à s'étaler sur la paroi du tube digestif. Il y a deux gonades à droite et trois à gauche, croisant l'intestin. La papille mâle est plus longue que la papille femelle.

Il y a des endocarpes sur tout le manteau, qui ne sont liés, comme c'est le cas chez la plupart des Pyuridae, ni aux lobes des gonades, ni au tube digestif. Le siphon cloacal est entouré d'un velum court.

REMARQUES

C'est le second exemplaire de cette espèce trouvé en Nouvelle-Calédonie. Le premier avait été décrit par VASSEUR en 1967 sous le nom de *Halocynthia cactus*. KOTT (1968) considère que *H. cactus* est un synonyme de *H. hispida*.

En principe, *H. hispida* possède plus de deux gonades de chaque côté, mais KOTT (1985) a trouvé en Australie des exemplaires ayant de deux à dix gonades. Dans les autres régions de son aire géographique, qui couvre tout le Pacifique tropical, *H. hispida* est une espèce de grande taille qui peut dépasser 10 cm. Les exemplaires de Nouvelle-Calédonie mesurent moins de 2 cm. L'aspect de la gonade de l'exemplaire décrit par VASSEUR est, de plus, juvénile.

Famille des MOLGULIDAE

Molgula bisinus n. sp.

(Fig. 11)

TYPE : MNHN S3 MOL.A 276.

C'est la seule Molgulidae littorale trouvée en Nouvelle-Calédonie. Elle peut vivre aussi bien libre dans des sédiments meubles (fonds blancs en arrière du récif barrière) que fixée sur les algues ou des coquilles (plage du Mont Dore ou canal Woodin).

Dans les zones sédimentaires l'espèce est couverte de sédiment grossier. Au Mont Dore les exemplaires sont souvent nus ou couverts d'algues filamenteuses, de bryozoaires et de petits grains de sable. La taille maximale observée est de 1,2 cm mais la plupart des spécimens adultes mesurent entre 0,5 et 1 cm. Les siphons sont saillants et éloignés l'un de l'autre. Le siphon buccal possède six lobes pointus; les quatre lobes du siphon cloacal sont obtus.

La musculature est forte (fig. 11). Elle est constituée de fibres longitudinales qui s'entrecroisent; elles sont plus nombreuses au siphon buccal. Il y a un champ net de fibres transverses entre les siphons et un vaste champ ventral. Les tentacules sont peu nombreux, douze à seize, bien espacés, disposés en deux ordres. Ils portent des ramifications de premier

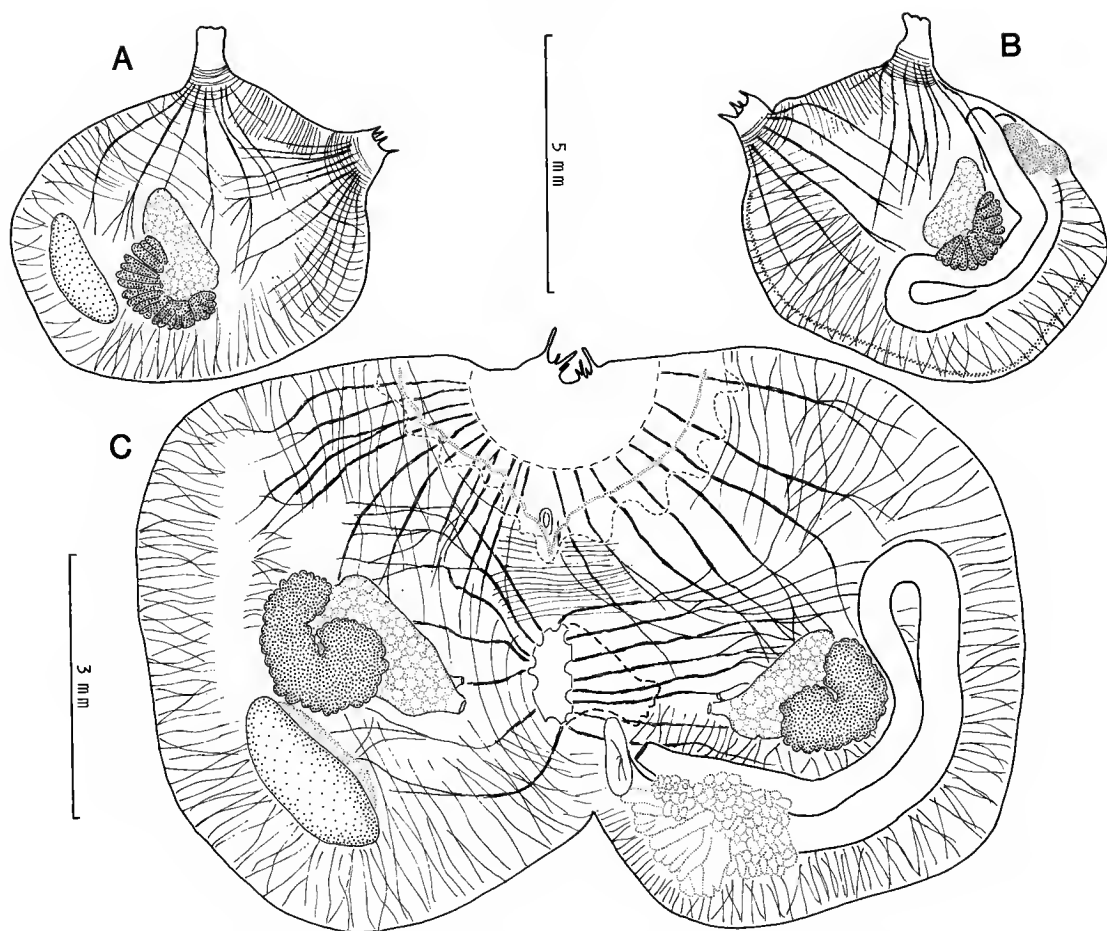


FIG. 11. — *Molgula bisinus* n. sp. : A, face droite; B, face gauche; C, exemplaire ouvert.

ordre, parfois digitées. Le bourrelet péricoronal, formé de deux lames nettes forme un V dorsal prononcé. Le tubercule vibratile est en forme de simple trou. Le raphé lisse est court et élevé; il contourne l'entrée de l'œsophage et se raccorde aux trois premiers plis à gauche puis se transforme en une lame basse.

La branchie est formée de sept plis avec chacun deux sinus longitudinaux. Les plis sont nets et recouvrent des rangées d'infundibula. Les sinus longitudinaux sont particulièrement épais; l'un est axial, l'autre est situé sur la face ventrale du pli. A gauche, le pli n° 1 est très court et se raccorde au raphé à mi-hauteur de la branchie; le pli n° 2 se raccorde au niveau de l'entrée de l'œsophage. A droite tous les plis sont complets et se raccordent à la crête basse qui contourne l'entrée de l'œsophage. Sous les plis n°s 1 et 2 de chaque côté, les perforations branchiales sont mal ordonnées. Sous les plis n°s 3 à 6, il y a six rangées transversales d'infundibula. Le sommet de chaque infundibulum est formé de deux apex bispiralés. On

observe un recouplement régulier des stigmates sur la face ventrale de chaque infundibulum sans que les stigmates situés entre les plis soient découpés. Sous le pli n° 7, il existe douze infundibula avec deux apex bispiralés. Entre le pli n° 7 et l'endostyle, on trouve douze infundibula plats bispiralés.

Le tube digestif (fig. 11, C) forme une boucle fermée, les deux branches de l'intestin étant jointives sur les trois quarts de leur longueur. La courbure secondaire n'est pas très prononcée. L'œsophage est court; la glande hépatique volumineuse est formée de lobes parfois alignés. L'anus est lisse.

Les gonades (fig. 11, C) sont formées d'un ovaire en boudin court. Les acini testiculaires forment une masse en croissant, centrée sur l'angle postéro-dorsal de l'ovaire. Les canaux génitaux sont courts et s'ouvrent à peu de distance l'un de l'autre. Chez certains exemplaires nous avons observé des œufs non segmentés dans la cavité cloacale.

Le rein est assez éloigné de la gonade.

Chaque siphon possède un petit velum avec six lobes au siphon buccal et quatre au siphon cloacal.

REMARQUES

Molgula bisinus présente un caractère rare dans le genre : des plis branchiaux formés de deux sinus longitudinaux. Comme chez toutes les espèces qui présentent ce caractère, ceux-ci sont plus larges que chez les autres espèces du genre.

Par ses gonades, *M. bisinus* se rapproche de l'espèce subantarctique *M. georgiana* Michaelsen, 1900, qui possède sept plis à droite et six à gauche (exceptionnellement six-six). Mais les gonades de cette espèce ont un ovaire ventral et postérieur par rapport au testicule. *M. antiborealis* Millar, 1867, de Tristan da Cunha n'a que six plis et une gonade formée d'un ovaire sphérique entouré d'une demi-couronne de testicules.

Une espèce, ou plusieurs espèces tropicales, ont été rassemblées par KOTT (1985) sous le nom de *M. calvata*. KOTT (1985) donne de cette espèce une description composite en figurant les gonades de deux spécimens : l'un qui possède de nombreux spermiductes indépendants correspond à l'exemplaire-type de *M. medusa* Kott, 1952 (fig. 184b); l'autre dont tous les spermiductes se rassemblent pour former une papille commune au centre de l'ovaire correspond à un spécimen du Queensland. Les descriptions précédentes de *M. calvata* de SLUITER (1904) et de MILLAR (1975) font état d'un ovaire allongé, mais la disposition des canaux génitaux n'a pu être précisée. KOTT (1985) met en synonymie avec *M. calvata* : *M. medusa* Kott, 1952, *M. minuta* Kott, 1952 (cette dernière ayant été décrite avec trois sinus par pli), et *M. reducta* Hartmeyer, 1921. Cette dernière espèce avait été redécrite par MONNIOT C. (1978) des îles Saint-Paul et Amsterdam dans l'océan Indien. Dans cette dernière espèce, les spermiductes se rassemblent au milieu de l'ovaire en une papille unique. Une autre espèce, *M. brienii* Monniot & Monniot, 1976, du Mozambique, possède de nombreuses papilles mâles indépendantes mais l'ovaire présente une orientation différente de celle figurée pour *M. calvata* et *M. reducta* et pour les exemplaires australiens de KOTT (1985).

Toutes les espèces tropicales avec deux sinus par pli possèdent un ovaire allongé complètement bordé par les acinis testiculaires.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- HARTMEYER, T., 1919. — Ascidiens. In : Results of Dr. E. Mjöberg's Swedish scientific expedition in Australia 1911-13. *K. svenska VetenskAkad. Handl.*, **60** (4) : 1-150.
- HARTMEYER, R., et W. MICHAELSEN, 1928. — Ascidae Diktyobranchiae und Ptychobranchiae. *Fauna Südwest-Aust.*, **5** (6) : 451-461.
- KOTT, P., 1952. — The ascidians of Australia. I. Stolidobranchiata Lahille and Phlebobranchiata Lahille. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, **3** (3) : 205-334.
- 1964. — Stolidobranch and phlebobranch ascidians of the Queensland coast. *Pap. Dep. Zool. Univ. Qd.*, **2** (2) : 127-152.
- 1966. — Ascidians from Northern Australia. *Pap. Dep. Zool. Univ. Qd.*, **2** (15) : 279-304.
- 1968. — A review of the genus *Halocynthia* Verrill, 1879. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, **93** (1) : 76-89.
- 1971. — Antarctic ascidiacea II. *Antarct. Res. Ser.*, **17** : 11-82.
- 1972a. — The ascidians of South Australia. I. Spencer Gulf, Vincent Gulf and Encounter Bay. *Trans. R. Soc. S. Aust.*, **96** (1) : 1-52.
- 1972b. — Some sublittoral ascidians in Moreton Bay, and their seasonal occurrence. *Mem. Qd Mus.*, **16** (2) : 233-260.
- 1975. — The ascidians of South Australia. III. Northern sector of the Great Australian Bight and additional records. *Trans. R. Soc. S. Aust.*, **99** (1) : 1-20.
- 1976. — The ascidian fauna of Western Port, Victoria, and a comparison with that of Port Phillip Bay. *Mem. natn. Mus. Vict.*, **37** : 53-96.
- 1985. — The Australian ascidiacea. Part I. Phlebobranchiata and Stolidobranchiata. *Mem. Qd Mus.*, **23** : 1-440.
- KOTT, P., et I. GOODBODY, 1980. — The ascidians of Hong-Kong. In : B. S. MORTON & C. K. TSENG, The marine flora and fauna of Hong Kong and Southern China. Hong Kong Univ. Press : 503-554.
- MICHAELSEN, W., 1927. — Einige neue westaustralische ptychobranchiate Ascidiens. *Zool. Anz.*, **71** : 193-203.
- MILLAR, R. H., 1975. — Ascidians from the Indo-west-Pacific region in the Zoological Museum, Copenhagen (Tunicata, Ascidiacea). *Steenstrupia*, **3** : 205-336.
- MONNIOT, C., 1965. — Étude systématique et évolutive de la famille des Pyuridae (Ascidiacea). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, (A) **36** : 1-203.
- 1978. — Ascidiens phlébobranches et stolidobranches du sud de l'Océan Indien. *Annls Inst. océanogr.*, *Paris*, **54** (2) : 171-224.
- 1983. — Ascidiens littorales de Guadeloupe. VI. Pyuridae et Molgulidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **5**, A, (4) : 1021-1044.
- MONNIOT, C., et F. MONNIOT, 1987. — Les ascidiens de Polynésie française, *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, (A), **136** : 1-155.
- MONNIOT, C., et F. MONNIOT, sous presse. — Peuplements d'ascidiens profonds en Nouvelle-Calédonie : diversité des stratégies adaptatives. In : Résultats des Campagnes Musorstom. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris.*
- MONNIOT, F., 1975. — Ascidiens interstitielles des côtes d'Europe. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, (A), **35** : 1-154.
- 1971. — Les ascidiens de grandes profondeurs récoltées par les navires « Atlantis II » et « Chain » (3^e note). *Cah. Biol. mar.*, **12** : 457-469.
- NISHIKAWA, T., 1980. — Contributions to the Japanese ascidian fauna. XXXII. Taxonomic review of the species group of *Pyura sacciformis* (von Drasche, 1884). *Publs Seto mar. biol. Lab.*, **25** (1-4) : 79-93.

- OKA, A., 1932. — Über das Vorkommen von *Cynthia vittata* in Japan. *Proc. imp. Acad. Japan.*, **8** : 259-261.
- SLUITER, C. P., 1904. — Die Tunicaten der Siboga-Expedition. Pt. I. Die socialen und holosomen Ascidien. *Siboga Exped.*, **56A** : 1-139.
- 1912. — Les ascidiens de l'Expédition antarctique française du « Pourquoi pas ? » commandée par le Dr. J. Charcot 1908-1909. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **18** (7) : 452-460.
- TOKIOKA, T., 1950. — Ascidiens from the Palao Islands. I. *Publs Seto mar. biol. Lab.*, **1** (3) : 115-150.
- 1952. — Ascidiens collected by Messrs. Renzi Wada with Seiza Wada from the pearl-oyster bed in the Arafura Sea in 1940. *Publs Seto mar. biol. Lab.*, **2** (2) : 91-142.
- 1967. — Pacific Tunicata of the United States National Museum. *Bull. U.S. natn. Mus.*, **251** : 1-247.
- TOKIOKA, T., et T. NISHIKAWA, 1975. — Contributions to japanese ascidian fauna. XXVII. Some ascidiens from Okinawa, with notes on a small collection from Hong Kong. *Publs Seto mar. biol. Lab.*, **22** (5) : 323-341.
- VAN NAME, W. G., 1921. — Ascidiens of the West Indian region and south eastern United States. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **44** : 283-294.
- VASSEUR, P., 1967. — Ascidiens de Nouvelle-Calédonie. Éditions de la Fondation Singer Polignac, Paris : 127-146.

PLANCHE I

Spinules des siphons

- A — *Microcosmus exasperatus* (échelle = 100 μ m).
B — *Pyura confragosa* (échelle = 10 μ m).
C — *Pyura confragosa*, détail d'un spinule (échelle = 1 μ m).
D — *Pyura* sp. aff. *confragosa* (échelle = 10 μ m).
E — *Pyura scortea* (échelle = 10 μ m).
F — *Pyura vittata* (échelle = 100 μ m).

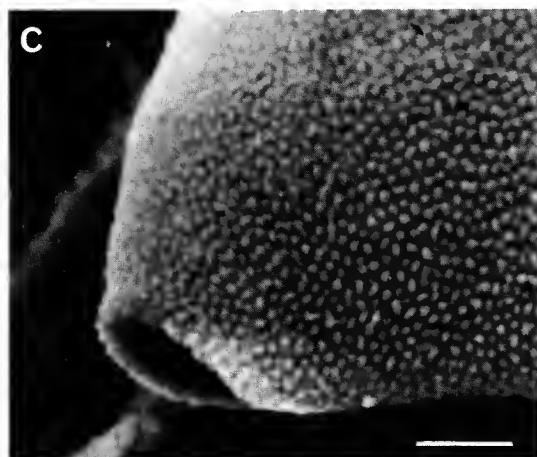
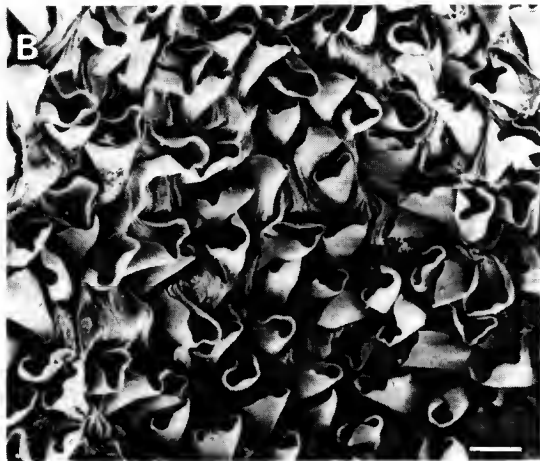


PLANCHE I

PLANCHE II

- A --- *Pyura albanensis*, exemplaire de l'ouest de l'île des Pins (échelle = 100 μ m).
- B — *Pyura albanensis*, exemplaire du lagon (échelle = 10 μ m).
- C — *Pyura sacciformis* (échelle = 100 μ m).
- D — Surface de la tunique de *Halocynthia hispida* (échelle = 100 μ m).

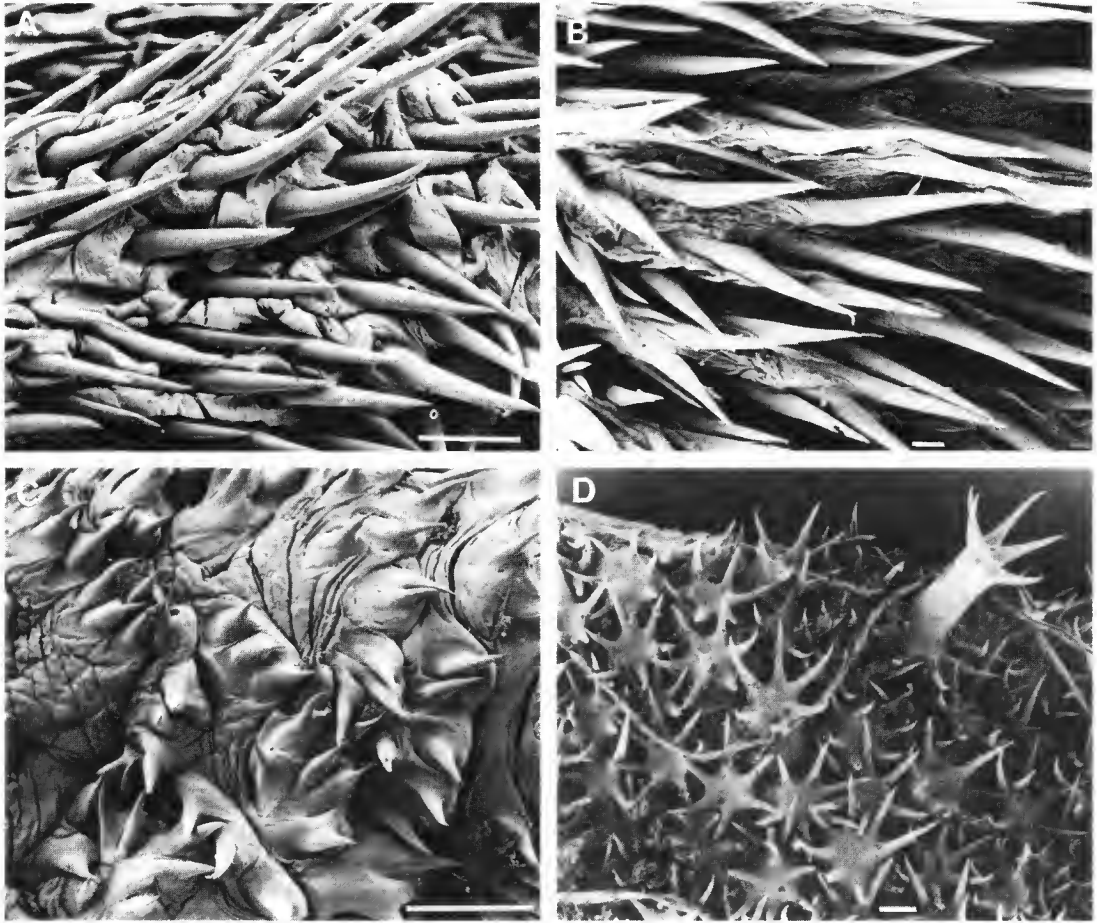


PLANCHE II

Spermatozeugmata of *Abyssochrysos* : ultrastructure, development and relevance to the systematic position of the Abyssochrysidæ (Prosobranchia, Caenogastropoda)

by John HEALY

Abstract. — Light microscopic and electron microscopic examination of testis tissue from the deep-sea gastropod *Abyssochrysos* cf. *eburneum* Locard, reveals the presence of spermatozeugmata. Each spermatozeugma consists of a round, vesicle-filled paraspermatozoon ('nurse cell' type) and numerous euspermatozoa attached via the tips of their acrosomes to the periphery of the paraspermatozoon. Euspermatozoan attachment is restricted to a specific, crescent-shaped area of the paraspermatozoon. Paraspermatozoa lack a nucleus (or nuclear remnant) and mitochondria though both organelles are present in the spermatocytes from which paraspermatozoa develop. Euspermatozoa exhibit the following features : (1) conical acrosome (acrosomal vesicle 1.3-1.7 μm long with apical bleb ; axial rod and basal plate present); (2) rod-shaped nucleus (8-9 μm long, basally invaginated); (3) midpiece (80 μm long, axoneme surrounded by five to seven helically-coiled midpiece elements); (4) glycogen piece (25 μm long, axoneme surrounded by nine wedge-shaped tracts of granules); and (5) annulus (dense ring complex) at junction of midpiece and glycogen piece. All features of euspermiogenesis in *Abyssochrysos* (eg the patterns of acrosomal, nuclear and midpiece development) have previously been reported in a number of other caenogastropod taxa. After comparison with the spermatozoa in other gastropods, it is concluded that the Abyssochrysidæ are closely allied to the Littorinoidea (which produce very similar spermatozeugmata) and its sister group the Truncatelloidea (formerly the Rissoidae). If abyssochrysidæ are truly representative of the Loxonematoidea, that superfamily would occupy a basal position in the evolutionary history of the Caenogastropoda.

Résumé. — L'examen structural et ultrastructural du testicule du gastéropode bathyal, *Abyssochrysos* cf. *eburneum* Locard, révèle la présence de spermatozeugma. Chaque spermatozeugma est une vésicule ronde remplie de spermatozoïdes atypiques (de type « cellules nourricières ») portant de nombreux spermatozoïdes typiques accrochés par la pointe de leur acrosome. La surface des spermatozoïdes atypiques présente une spécialisation membranaire en forme de croissant où sont fixés les spermatozoïdes typiques. Les spermatozoïdes atypiques sont dépourvus de noyaux (ou de résidus nucléaires) et de mitochondries bien que les deux types d'organites existent dans les spermatocytes qui leur donnent naissance. Les spermatozoïdes typiques sont caractérisés par : (1) un acrosome conique (vésicule acrosomiale de 1,3-1,7 μm de long avec bulle apicale, baguette axiale et plaque basale); (2) un noyau en forme de bâtonnet (8-9 μm de long, invaginé à sa base); (3) une pièce intermédiaire (80 μm de long, avec axonème entouré de cinq à sept éléments périphériques enroulés en hélice); (4) une pièce à glycogène (25 μm de long, axonème entouré de neuf éléments granulaires en forme de coin); et (5) un annulus (anneau complexe et dense) situé à la jonction de la pièce intermédiaire et de la pièce à glycogène. Tous les caractères de la spermatogénèse typique d'*Abyssochrysos* (par exemple, le type d'acrosome, la différenciation du noyau et de la pièce intermédiaire) ont été précédemment reconnus dans un certain nombre de taxons de Caenogastropodes. De la comparaison avec les spermatozoïdes d'autres gastéropodes, on conclut que les Abyssochrysidæ sont étroitement apparentés aux Littorinoidea (qui

produisent des *spermatozeugma* très semblables) et au groupe voisin des Truncatelloidea (anciennement Rissoidea). Si les Abysochrysidae sont vraiment représentatifs des Loxonematoidea, cette superfamille doit se situer aux origines de l'histoire évolutive des Caenogastropoda.

J. HEALY, *Department of Zoology, University of Queensland, St. Lucia 4067, Brisbane, Queensland, Australia.*

INTRODUCTION

In 1979, HOUBRICK described and discussed the anatomy, distribution and possible relationships of the deep-sea family Abysochrysidae (containing a single genus, *Abysochrysos*). He found that *Abysochrysos* differed significantly in soft part and radular morphology from other caenogastropods, but that shells showed remarkable similarity to those of the 'extinct' Loxonematoidea and to a lesser degree, shells of thiarid cerithioideans. HOUBRICK provisionally placed the Abysochrysidae within the Loxonematoidea and suggested that the family was related to the Viviparoidea, Valvatoidea, Truncatelloidea and Cerithioidea. Since the Loxonematoidea are thought to have given rise (either directly or indirectly) to other caenogastropod taxa (KNIGHT *et al.*, 1954; HEALY, 1984; HASZPRUNAR, 1988) and possibly the Pyramidelloidea (KNIGHT *et al.*, 1954, 1960), the anatomy of inferred living members of this group becomes a subject of considerable importance.

Previous studies have demonstrated that sperm ultrastructure reflects the systematic affinities of molluscan taxa (GIUSTI & SELMI, 1982; HEALY, 1982-1989; KOIKE, 1985). In the case of the Gastropoda, such research has been particularly helpful, most notably for identifying the nearest allies of certain 'problem' groups such as the Architectonicidae, Rissoellidae, Omalogyridae and Pyramidellidae (HEALY, 1982*a*, 1987, 1988*a*, *b*).

Through the courtesy of Dr. Philippe BOUCHET of the Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), the author has had opportunity to examine the ultrastructure of mature and developing spermatozoa in *Abysochrysos* collected off the Brazilian coast during May 1987. The results of this work are presented here, and discussed in terms of comparative sperm morphology and possible taxonomic and phylogenetic significance. Most of the classificatory changes proposed by PONDER & WARÉN (1988) have been used in this study, including elevation of the Caenogastropoda to superordinal status (embracing orders Architaenioglossa, Neotaenioglossa and Neogastropoda).

MATERIALS AND METHODS

This study was carried out using sea water/formalin-fixed specimens of *Abysochrysos* cf. *eburneum* Locard, 1896, on loan to the author from the Muséum d'Histoire naturelle (Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et de Malacologie). These specimens were collected from a depth of 960 m off Brazil (station CB 95, 19°38'S, 38°43'W) during the cruise MD 55/Bresil of the Research Vessel "Marion-Dufresne" (30 May, 1987).

Small (1-2 mm³) pieces of testis tissue were taken from males and washed for 2 hrs in filtered sea water to remove formalin. The tissues were post-fixed for 1 hr at 0-4°C in a 1% solution of osmium tetroxide (prepared in sea water), then rinsed in filtered sea water for 2 hrs,

dehydrated via a graded ethanol series, and finally embedded in Spurr's epoxy resin. Survey sections and ultrathin sections were cut using an LKB IV Ultratome. Ultrathin sections were collected on uncoated 200 mesh copper grids, stained with 2-6 % aqueous uranyl acetate and Reynold's lead citrate, and examined using either a Philips 300 or a Hitachi 300 transmission electron microscope (operated at 80 kV). An Olympus II A light microscope was used for observations and photography of survey sections (stained with 0.1 % aqueous toluidine blue) and tissue squashes (phase-contrast light microscopy).

RESULTS

PARASPERMATOZOA AND SPERMATOEUGMATA

Paraspermatozoa of *Abyssochrysos* are spherical to ovoid and approximately 17-18 μm in diameter (pl. I A-C). They contain numerous, moderately electron-dense vesicles (average diameter 5-6 μm) (pl. I A-D), a central deposit of cytoplasm and a few mitochondria, but no nucleus/nuclear remnant, endoplasmic reticulum, centrioles or axonemes. Clumps of euspermatozoa — perhaps as many as 150-250 (a precise number could not be obtained in available material) — are attached to a specific crescentic site on each paraspermatozoon, to form a mature spermatozeugma (pl. I B also VII B). Euspermatozoal attachment involves contact between the apical bleb of the acrosome and the paraspermatozoon plasma membrane (pl. I D-F). Actual physical enclosure of the euspermatozoan acrosome by the paraspermatozoon is minimal: presumably interaction between euspermatozoal and paraspermatozoal glycocalices plays a major role in maintaining the integrity of each spermatozeugma.

EUSPERMATOZOA

Euspermatozoa of *Abyssochrysos* consist of an acrosome, nucleus, midpiece, glycogen piece and end piece with enveloping plasma membrane (pl. II A-I).

The acrosomal vesicle is conical, and 1.3-1.7 μm long with a deep basal invagination occupied in part by an axial rod (length 1-1.2 μm , maximum diameter 0.3 μm). Visible within the wall of the vesicle are elongate plates (pl. II A, C) which, in transverse section, are radially arranged (pl. II A). The membrane of the acrosomal vesicle is dilated apically to form an apparently empty bleb (pl. I E, F; II C). It is this region of the acrosome that attaches to the paraspermatozoon periphery in spermatozeugmata. An accessory membrane surrounds the lower half of the acrosomal vesicle (pl. II C). Positioned between the acrosome and nucleus is a centrally-perforate plate, the anterior surface of which is grooved to fit the basal rim of the acrosomal vesicle (pl. I E; II C).

The nucleus is cylindrical, 8-9 μm long, weakly indented anteriorly and invaginated to a depth of 0.7-0.8 μm posteriorly (pl. II C-E). Located within the posterior invagination are the centriolar derivative and initial portion of the axoneme. Many sperm nuclei are distinctly fibrous in appearance (pl. I E; II C). This may indicate the true substructure of the nucleus, though exaggerated by long-term fixation in sea water formalin.

The midpiece is approximately $80\text{ }\mu\text{m}$ long and composed of five to seven mitochondrial elements helically coiled around a $9 + 2$ pattern axoneme (pl. II E-J). A single membrane surrounds the axoneme, while a double membrane (unfortunately stripped from many observed euspermatozoa) surrounds the midpiece elements (pl. II E, G, H). Cristae are visible in each of the coiled elements, but are never well developed (pl. II G, H).

A ring complex or annulus occurs at the midpiece-glycogen piece junction (pl. II I). This complex is composed of : (1) a simple ring attached to the plasma membrane ; and (2) a sleeve of dense material which lines the inner mitochondrial membrane (pl. II I). Some sections also suggest that connections may exist between the ring complex and axoneme.

The glycogen piece consists of the axoneme surrounded by : (1) granular deposits (here interpreted as glycogen : this material largely absent in euspermatozoa examined, either due to dissolution during long-term fixation or slight immaturity of sperm examined); (2) nine radiating spokes (probably granule supports) and (3) the plasma membrane. This region measures approximately $25\text{ }\mu\text{m}$ (pl. II, F, I, J).

EUSPERMATOZOON DEVELOPMENT

Euspermatogenesis in *Abysochrysos* proceeds from spermatogonia of the germinal epithelium in each seminiferous tubule. Spermatogonia are oblong cells ($5\text{ }\mu\text{m} \times 9\text{ }\mu\text{m}$) with an oval nucleus (max. diam. $6\text{--}7\text{ }\mu\text{m}$), bunched mitochondria and scattered endoplasmic reticular (ER) cisternae (pl. III A). The nucleoplasm of spermatogonia is coarsely granular in appearance, with two well-defined nucleoli (both showing a dense medulla and less-dense cortex — pl. III A).

Spermatogonia give rise to primary spermatocytes which, like spermatogonia, also show prominent nucleoli (often two visible). Primary spermatocytes however are distinguished by numerous irregular dense patches within the nucleoplasm and well developed perinuclear ER cisternae (pl. III B).

In secondary spermatocytes the oval-shaped nucleus (max. diam. $8\text{--}9\text{ }\mu\text{m}$) exhibits chromosome cores (pl. III C) and usually one nucleolus. Secondary spermatocytes are interconnected by cytoplasmic bridges and possess two centrioles (pl. III D) and a cluster of oblong mitochondria (pl. III C).

Nuclei of newly-formed euspermatids are compact, usually irregular in shape and very electron dense (pl. III E). Early spermatid nuclei gradually return to an oval or spherical shape and the nucleoplasm assumes a mottled appearance with a granular central portion (pl. III E; IV A, B). Numerous morphological changes occur almost simultaneously within early euspermatids. Firstly the flagellum forms from a centriole positioned close to the plasma membrane (pl. IV A, B). Nuclear condensation commences posteriorly and peripherally and progresses anteriorly and internally, thereby converting the nuclear contents into a sponge-like reticulum (reticular-fibrillar condensation phase) (pl. IV E). The basal invagination of the nucleus first becomes evident as a slight indentation of the nuclear surface (pl. IV A). As the invagination deepens (during the reticular-fibrillar condensation phase) it forms an insertion and attachment point for the centriole-flagellum apparatus (pl. IV E).

Development of the acrosome begins at the onset of nuclear condensation. The Golgi complex produces two acrosomal components — the basal granule and the acrosomal vesicle.

Plate V A shows the earliest observed stage of acrosome formation : the acrosomal vesicle is attached to the basal granule close to the concave face of the Golgi complex. A newly formed secretory vesicle proceeds from the Golgi cisternae towards the acrosomal vesicle, to which it presumably fuses. Development of the acrosome occurs at some distance from its eventual attachment site at the nuclear apex, but always in close proximity to the Golgi complex (pl. V B, C). The vesicle of the developing acrosome invaginates basally thereby transforming the dense component of the vesicle into a cylindrical structure (pl. V B, C).

As the nucleus passes from the reticular-fibrillar to longitudinal-fibrillar condensation phase, the acrosome attaches to the nuclear apex (pl. V D) and the mitochondria, which formerly were round or pyriform (pl. IV D, E), now begin to elongate posteriorly (pl. V D). In advanced euspermatids the longitudinally-orientated fibres of the nucleus fuse laterally to produce lamellae (longitudinal-lamellar condensation phase (pl. V E) which gradually compact. The midpiece of these advanced cells has almost reached its definitive shape as the mitochondria form an extremely elongate, periaxonemal sheath associated with cytoplasmic microtubules (pl. VI A, B). It is during this last stage of midpiece development that the mitochondria become helically twisted around the axoneme thereby forming the 5-7 midpiece elements of the mature euspermatozoon. As already described, cristae are retained in the mature midpiece (see pl. II E, G, H), though they are not as readily detectable as those from the preceding euspermatids.

The centrally-perforate basal plate of the mature acrosome (pl. I E; II C) is derived from the basal granule of the developing acrosome (pl. V B, D), while the axial rod (a form of subacrosomal deposit) is probably formed from material occupying the vesicle invagination of developing acrosomes or from the basal granule (pl. V B, C).

PARASPERMATOZOON DEVELOPMENT

Paraspermatozoa develop from primary spermatocytes which, at least morphologically, are indistinguishable from those producing secondary spermatocytes of the euspermatozoal line. The first signs of differentiation in the paraspermatozoon line are lobulation of the nucleus and a marked increase in cytoplasmic volume (pl. VI D). As the nucleus becomes irregular in shape, it begins to slowly fragment through the pinching-off of lobes (pl. VI C). Plate VI C shows a developing paraspermatozoon with its voluminous cytoplasm and a largely-intact nucleus. Although at least three Golgi complexes are present at this growth stage, production of the numerous developing secretory vesicles (diameted $0.5\text{--}1.5\mu\text{m}$) appears to take place exclusively within the dilated cisternae of the endoplasmic reticulum (pl. VI D). Mitochondria are small ($0.3\text{--}0.5\mu\text{m}$ in length), oblong and scattered among the secretory vesicles (pl. VI D). Presumably by a process of amalgamation, (? facilitated by Golgi activity), the secretory vesicles form the large vesicles observed in mature paraspermatozoa (see pl. I A-D; VII B, C). In immature paraspermatozoa these vesicles frequently show a reticulate pattern of dense and less-dense areas (pl. VII A), but this substructure is not retained. Formation of spermatozeugmata only occurs after paraspermatozoa and euspermatozoa are fully developed.

DISCUSSION

PARASPERMATOZOA/SPERMATOZEUGMATA

Mature paraspermatozoa of *Abyssochrysos* strongly resemble those of littorinid genera such as *Littorina* (s.s.), *Littoraria* (subgenus *Littorinopsis*), *Nodilittorina* and *Melaraphe* (REINKE, 1912; BUCKLAND-NICKS & CHIA, 1977; REID, 1986; HEALY unpublished data). Observed similarities between paraspermatozoa of *Abyssochrysos* and littorinids include: (1) spheroidal form; (2) internal structure (large secretory vesicles, absence of nuclear material and axonemes); (3) absence of emergent tail(s) and (4) formation of spermatzeugmata by attachment of euspermatozoa (via tips of acrosomes) to a crescentic site on the paraspermatozoon. THIRIOT-QUIEVREUX & MARTOJA (1979), using light microscopy, reported spermatzeugmata similar to littorinids and *Abyssochrysos* in *Carinaria lamarki* (Pterotracheoidea — 'Heteropoda') but only euspermatozoa were found in another pterotracheoid *Atlanta gaudichaudi* by JAMIESON & NEWMAN (1989) using electron microscopy. Further electron microscopical work will be needed to determine the incidence of spermatzeugmata formation within the Pterotracheoidea, and the level of similarity to spermatzeugmata of littorinids and *Abyssochrysos*.

Spermatzeugmata occur in other caenogastropods, notably the Janthinoidea (BULNHEIM, 1962; NISHIWAKI & TOCHIMOTO, 1967; MELONE *et al.*, 1978), Triphoroidea (Cerithiopsidae — FRETTER & GRAHAM, 1962; HEALY, 1989; Triphoridae — HEALY, 1989) and *Fusitritou* (Cymatiidae — BUCKLAND-NICKS *et al.*, 1982). In these taxa however, euspermatozoa are attached to mobile, multiaxonemal paraspermatozoa. Spermatzeugmata presumably assist in prevention of premature dispersal of cuspermatozoa before and/or after copulation (eg littorinids — BUCKLAND-NICKS & CHIA, 1977), or in the case of aphallic, though still internally-fertilizing, taxa such as the Triphoroidea and Janthinoidea, these cellular associations may perform additionally a spermatophoral function (eg GRAHAM, 1954). Unlike littorinids or *Carinaria*, *Abyssochrysos* lacks a penis (see PONDER & WARÉN, 1988) though HOUBRICK (1979) mentions an "accessory copulatory process" in his description of *A. melanoides* anatomy (based on rehydrated specimens).

The secretory vesicles of paraspermatozoa of *Abyssochrysos*, littorinids and *Carinaria* and paraspermatozoa of other caenogastropods probably play an important role in the nutrition of euspermatozoa within the female reproductive tract (eg REINKE, 1912; BUCKLAND-NICKS & CHIA, 1977) or contribute to nutrition of the female or egg production (re-use of vesicles contents).

EUSPERMATOZOA, EUSPERMATOGENESIS

The features of mature and developing euspermatozoa of *Abyssochrysos* differ in no way from those described in many other caenogastropod taxa (eg — some Littorinoidea and Truncatelloidea; Vermetoidea; Stromboidea; Cypraeoidea; Naticoidea; Janthinoidea; Calyp-

tracoeidea; some neogastropods — see KOHNERT & STORCH, 1984a; KOIKE, 1985; HEALY, 1988a). In the Cyclophoroidea, Viviparoidea and Cerithioidea (excepting *Campanile* — HEALY, 1986b), midpiece development culminates in the formation of parallel plate-like cristae within each of the periaxonomal elements (four straight elements in Cerithioidea, four helically-coiled elements in most Viviparoidea, seven or eight straight elements in Cyclophoroidea) (KAYE, 1958; HEALY, 1982b; SELMI & GIUSTI, 1980). Although few ultrastructural studies of spermatogenesis in the Caenogastropoda give details of pre-spermiogenic stages, those that do (eg WALKER & MACGREGOR, 1968; BUCKLAND-NICKS & CHIA, 1976; WEST, 1978; GRIFFOND, 1980; CLAVIERA & ETGES, 1988) are essentially in agreement with results presented here.

SYSTEMATIC CONSIDERATIONS : ABYSSOCHRYSID RELATIONSHIPS

Prior to HOUBRICK's (1979) study of *Abyssochrysos*, most authors included the Abyssochrysidae within the Cerithioidea (e.g. WENZ, 1938; TAYLOR & SOHL, 1962), though sometimes with reservations (e.g. THIELE, 1931; FRANC, 1968). GOLIKOV & STAROBOGATOV (1975) however, excluded the Abyssochrysidae from the Cerithioidea because of the presence of what they termed a "cephalic copulatory apparatus" (p. 219). They removed the family to their superorder Littorinimorpha, tentatively close to the Rissoidae, Rissoidinae and 'Anabathronidae'. Although more recent work has shown that the pallial process of *Abyssochrysos* is in fact a tentacle and not a penis (see PONDER & WARÉN, 1988), the presence of closed genital ducts does support removal of the Abyssochrysidae from the Cerithioidea (see HOUBRICK, 1979, for further discussion). HOUBRICK (1979 : 19) concluded that soft-part anatomy and radular morphology of *Abyssochrysos* were "indicative of simple mesogastropods related to the superfamilies Viviparacea, Valvatacea, Rissioacea and Cerithiacea". He clearly demonstrated a close resemblance between abyssochrysid shells and those of the Loxonematoidea (especially Pseudozygopleuridae) — a group believed to have been extinct since the upper Jurassic — and provisionally assigned the Abyssochrysidae to that superfamily.

Sperm morphology and spermiogenesis contributes substantially to our knowledge of the relationships of the Abyssochrysidae to other prosobranch gastropods. The features of euspermiogenesis in *Abyssochrysos* are as observed in numerous other caenogastropods (KOHNERT & STORCH, 1984b; KOIKE, 1985; HEALY, unpublished observations). Mature euspermatozoa closely resemble those of some Littorinoidea (*Bembicium*, *Laevilitorina*, *Lacuna*), the Vermetoidea, some Truncatelloidea (eg Vitrinellidae), Cypraeoidea, Naticoidea, Stromboidea, Janthinoidea, Triphoroidea, Calyptraeidea and certain neogastropod taxa (Volutidae, Turbinellidae) (KOHNERT & STORCH, 1984a; KOIKE, 1985; HEALY, 1986c, 1988a, c, 1989, unpublished observations). Sperm morphology does not support HOUBRICK's view that the Viviparoidea, Cerithioidea and Valvatoidea could be close relatives of the Abyssochrysidae. The Viviparoidea, true Cerithioidea and Cyclophoroidea show euspermatozoan and paraspermatozoan features which separate these three taxa, as a group, from *Abyssochrysos* and other caenogastropods (HEALY, 1982b, 1983, 1986a, b, 1988a; HEALY & JAMESION, 1981). The Valvatoidea exhibit a number of unusual sperm characters, some possibly unique to that superfamily and some suggestive of close links with the Heterobranchia (= Euthyneura) rather than the Archaeogastropoda or Caenogastropoda (HEALY, unpublished observations).

supporting the anatomical conclusions of SALVINI-PLAWEN & HASZPRUNAR (1987), RATH (1988) and HASZPRUNAR (1988). Of particular interest is the production of littorinid-type paraspermatozoa and spermatozeugmata in *Abyssochrysos* (for comparison see REINKE, 1912; BUCKLAND-NICKS & CHIA, 1977; REID, 1986). HOUBRICK (1979), though aware of TOMLIN'S (1931) suggestion that abyssochrysid may be allied to the Littorinidae and Thiaridae¹, did not discuss the possibility of an abyssochrysid-littorinid connection. GOLIKOV & STAROBOGATOV (1975) were uncertain as to the correct systematic position of the Abyssochrysidae, but placed that family, the Truncatelloidea (as Rissooidea — split by them into several superfamilies) and the Littorinoidea, into a suborder Littorinina of their superorder Littorinimorpha (a higher category embracing several neotaenioglossan superfamilies including Vermetoidea, Stromboidea, Pterotrachaeoidea, Dolioidea, Calyptraeidea, Cypraeoidea, Naticoidea). Anatomical studies suggest that Littorinoidea, Cingulopsoidea and possibly Truncatelloidea are primitive neotaenioglossans and closely related to each other (FRETTER & GRAHAM, 1962; PONDER, 1983, 1988).

If abyssochrysid is accepted as living members of the Loxonematoidea, as they have been in some recent classifications (HOUBRICK, 1979; BOSS, 1982; provisionally by PONDER & WARÉN, 1988), then spermatozeugmata and euspermatozoan morphology would support a basal position for this superfamily in caenogastropod phylogeny — in close association with the Littorinoidea, Cingulopsoidea and Truncatelloidea. This conclusion is in accord with the view (HEALY, 1984, 1988c) that the Loxonematoidea, through adaptive radiation in the late Paleozoic and/or early Mesozoic, may have given rise to numerous other caenogastropod taxa.

Acknowledgements

I would like to express my sincere thanks to Dr. P. BOUCHET, of the Muséum national d'Histoire naturelle (Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et de Malacologie), for collecting, fixing and making available the specimens of *Abyssochrysos* for this study. My thanks are also due to Dr. W. F. PONDER (Australian Museum, Sydney) and Professor B. G. M. JAMIESON (University of Queensland) for their comments on the manuscript, and to Mrs. L. DADDOW (Department of Zoology, University of Queensland) and the staff of the University of Sydney Electron Microscope Unit for their technical assistance. The work was carried out at the School of Biological Sciences and the Electron Microscope Unit of the University of Sydney, and at the Department of Zoology, University of Queensland during my terms as postdoctoral research fellow. This project was financially supported by the University of Sydney and University of Queensland (Special Project Grant), and the Keith Sutherland Award of the Australian Museum.

REFERENCES

- BOSS, K. J., 1982. — Mollusca. In : Synopsis and classification of living organisms. V. 2 (Ed. S. P. PARKER), McGraw-Hill, New York : 945-1166.
- BUCKLAND-NICKS, J. A., and F. S. CHIA, 1976. — Spermatogenesis of a marine snail *Littorina sitkana*. *Cell Tiss. Res.*, **170** : 455-475.

1. It should be emphasized that thiarid euspermatozoa and paraspermatozoa are of the cerithioid type (see KOHNERT & STORCH, 1984a, b). Aside from some conchological similarities between thiarids and abyssochrysid, there are no grounds for associating these two taxa.

- BUCKLAND-NICKS, J. A., and F. S. CHIA, 1977. — On the nurse cell and the spermatzeugma in *Littorina sitkana*. *Cell Tiss. Res.*, **179** : 347-356.
- BUCKLAND-NICKS, J. A., D. WILLIAMS, F. S. CHIA and A. FONTAINE, 1982. — The fine structure of the polymorphic spermatozoa of *Fusitriton oregonensis* (Mollusca : Gastropoda), with notes on the cytochemistry of the internal secretions. *Cell Tiss. Res.*, **227** : 235-255.
- BULNHEIM, H.-P., 1962. — Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Feinstruktur der atypischen und typischen Spermatozoen von *Opalia crenimarginata* (Gastropoda, Prosobranchia). *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, **56** : 371-382.
- CLAVERIA, F. G., and F. J. ETGES, 1988. — Spermatogenesis in *Oncomelania hupensis quadrasi*, a molluscan host of *Schistosoma japonicum*. *Malacologia*, **28** : 81-94.
- FRANC, A., 1968. — Classe des Gastéropodes (Gastropoda Cuvier, 1798). In : *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie 5* (Mollusques Gastéropodes et Scaphopodes, III). Ed. P. GRASSÉ, Paris.
- FRETTER, V., and A. GRAHAM, 1962. — British prosobranch molluscs. Ray Society, London.
- GIUSTI, F., and M. G. SELMI, 1982. — The atypical sperm in the prosobranch molluscs. *Malacologia*, **22** : 171-181.
- GOLIKOV, A. N., and Y. I. STAROBOGATOV, 1975. — Systematics of prosobranch gastropods. *Malacologia*, **15** : 185-232.
- GRAHAM, A., 1954. — Some observations on the reproductive tract of *Ianthis janthina* (L.). *Proc. malac. Soc. Lond.*, **31** : 1-6.
- GRIFFOND, B., 1980. — Étude ultrastructurale de la spermatogenèse typique de *Viviparus viviparus* (L.). Mollusque Gastéropode. *Archs Biol.*, (Bruxelles), **91** : 445-462.
- HASZPRUNAR, G., 1988. — On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the Streptoneura. *J. Moll. Stud.*, **54** : 367-441.
- HEALY, J. M., 1982a. — Ultrastructure of spermiogenesis of *Philippia (Psilaxis) oxytropis* with special reference to the taxonomic position of the Architectonicidae (Gastropoda). *Zoomorphology*, **101** : 197-214.
- 1982b. — An ultrastructural examination of developing and mature euspermatozoa in *Pyrazus ebeninus* (Mollusca, Gastropoda, Potamididae). *Zoomorphology*, **100** : 157-175.
- 1983. — Ultrastructure of euspermatozoa of cerithiacean gastropods (Prosobranchia : Mesogastropoda). *J. Morphol.*, **178** : 57-75.
- 1984. — The ultrastructure of gastropod spermatozoa and spermiogenesis. Ph. D. Thesis, University of Queensland.
- 1986a. — Ultrastructure of paraspermatozoa of cerithiacean gastropods (Prosobranchia : Mesogastropoda). *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, **40** : 177-199.
- 1986b. — Euspermatozoa and paraspermatozoa of the relict cerithiacean *Campanile symbolicum* (Prosobranchia, Mesogastropoda, Campanilidae). *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, **40** : 201-218.
- 1986c. — An ultrastructural study of euspermatozoa, paraspermatozoa and nurse cells of the cowrie *Cypraea errones* (Gastropoda, Prosobranchia, Cypraeidae). *J. Moll. Stud.*, **52** : 125-137.
- 1987. — Spermatozoan ultrastructure and its bearing on gastropod classification and evolution. *Aust. Zool.*, **24** : 108-113.
- 1988a. — Sperm morphology and its systematic importance in the Gastropoda. In : *Prosobranch phylogeny*. Ed. W. F. PONDER. *Malacol. Rev. Suppl.*, **4** : 251-266.
- 1988b. — The ultrastructure of spermatozoa and spermiogenesis in pyramidellid gastropods, and its systematic importance. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, **42** : 303-318.
- 1988c. — Sperm morphology in *Serpulorbis* and *Dendropoma* and its relevance to the systematic position of the Vermetidae (Prosobranchia, Mesogastropoda). *J. Moll. Stud.*, **54** : 295-308.
- 1989. — Systematic importance of spermatzeugmata in triphorid and cerithiopsid gastropods (Triphoroidea, Caenogastropoda). *J. Moll. Stud.* (in press).

- HEALY, J. M., and B. G. M., JAMIESON, 1981. — An ultrastructural examination of developing and mature paraspermatozoa in *Pyrazus ebeninus* (Mollusca, Gastropoda, Potamididae). *Zoomorphology*, **98** : 101-119.
- HOUBRICK, R. S., 1979. — Classification and systematic relationships of the Abysochrysidae, a relict family of bathyal snails (Prosobranchia : Gastropoda). *Smithson. Contr. Zool.*, no 290, Smithsonian Inst. Press, Washington.
- JAMIESON, B. G. M., and L. J. NEWMAN, 1989. — The phylogenetic position of the heteropod *Atlanta gandichandi* Souleyet (Gastropoda, Mollusca), a spermatological investigation. *Zool. Scr.*, **18** : 269-278.
- KAYE, J. S., 1958. — Changes in the fine structure of mitochondria during spermatogenesis. *J. Morph.*, **102** : 347-369.
- KNIGHT, J. B., R. L. BATTEN and E. L. YOCHELSON, 1954. — Status of invertebrate paleontology. 1953 V. Mollusca : Gastropoda. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **112** : 173-179.
- KNIGHT, J. B., R. L. BATTEN, E. L. YOCHELSON and L. R. COX, 1960. — Supplement Paleozoic and some Mesozoic Caenogastropoda and Opisthobranchia. Treatise on invertebrate Paleontology. Mollusca 1. Ed. R. C. MOORE, p. 310-324. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence Kansas.
- KOHNERT, R., and V. STORCH, 1984a. — Vergleichend-ultrastrukturelle Untersuchungen zur Morphologie eupyrener Spermien der Monotocardia (Prosobranchia). *Zool. Jahrbuch.*, **111** : 51-93.
- KOHNERT, R., and V. STORCH, 1984b. — Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Spermienogenese der eupyrener Spermien der Monotocardia (Prosobranchia). *Zool. Jahrbuch.*, **112** : 1-32.
- KOIKE, K., 1985. — Comparative ultrastructural studies on the spermatozoa of the Prosobranchia (Mollusca : Gastropoda). *Scient. Rep. Fac. Educ. Gunma Univ.*, **34** : 33-153.
- MELONE, G., D. LORA LAMIA DONIN and F. COTELLI, 1978. — Aspetti ultrastrutturali degli spermatozoi atypici in Scalidae (Gastropoda, Prosobranchia). *Boll. Zool.*, **45** : 261-268.
- NISHIWAKI, S., and T. TOCHIMOTO, 1969. — Dimorphism in typical and atypical spermatozoa forming two types of spermatozeugmata in two epitoniid prosobranchs. *Venus*, **28** : 37-46.
- PONDER, W. F., 1983. — Review of the genera of the Barleeidae (Mollusca : Gastropoda : Rissoacea). *Rec. Aust. Mus.*, **35** : 231-281.
- 1988. — The truncatelloidean (= rissoacean) radiation : a preliminary phylogeny. In : Prosobranch Phylogeny. Ed. W. F. PONDER. *Malac. Rev. Suppl.*, **4** : 129-164.
- PONDER, W. F., and A. WARÉN, 1988. — Appendix — Classification of the Caenogastropoda and Heterostrophina — a list of the family-group names and higher taxa. In : Prosobranch Phylogeny. Ed. W. F. PONDER. *Malacol. Rev. Suppl.*, **4** : 288-326.
- RATIL, E., 1988. — Organization and systematic position of the Valvatidae. In : Prosobranch Phylogeny. Ed. W. F. PONDER. *Malac. Rev. Suppl.*, **4** : 194-204.
- REID, D. G., 1986. — The littorinid molluscs of mangrove forests in the Indo-Pacific region. The genus *Littoraria*. British Museum (Natural History), London.
- REINKE, E. E., 1912. — A preliminary account of the development of the apyrene spermatozoa in *Strombus* and of the nurse-cells in *Littorina*. *Biol. Bull.*, **22** : 319-327.
- SALVINI-PLAWEN, L., & G. HASZPRUNAR, 1987. — The Vetigastropoda and the systematics of streptoneurous gastropods (Mollusca). *J. Zool.*, London, **A211** : 747-770.
- SELMI, M. G., and F. GIUSTI, 1980. — Structure and function in typical and atypical spermatozoa in Prosobranchia (Mollusca), 1. *Cochlostoma montanum* (Issel) (Mesogastropoda). *Atti Accad. Fisiocr. Siena*, IV Congresso (Society Malacologica Italiana, Siena), 1978 : 115-167.
- TAYLOR, D. W., and N. SOILL, 1962. — An outline of gastropod classification. *Malacologia*, **1** : 7-32.
- THIELE, J., 1931. — Handbuch der Systematischen Weichtierkunde. Teil I, Fischer, Jena.

- THIRIOT-QUIEVREUX, C., and M. MARTOJA, 1979. — A propos de la notion de spermatogénèse atypique chez *Carinaria lamarcki* (Mollusca, Heteropoda). *Neth. J. Zool.*, **29** : 137-141.
- TOMLIN, J. R., 1931. — On South African marine Mollusca, with descriptions of new genera and species. *Ann. Natal Mus.*, **6** : 415-450.
- WALKER, M. H., and H. C. MACGREGOR, 1968. — Spermatogenesis and the structure of the mature sperm in *Nucella lapillus* (L.). *J. Cell Sci.*, **3** : 95-104.
- WENZ, W., 1938. — Gastropoda. 1. Allgemeiner Teil und Prosobranchia. *In* : Handbuch der Paläozoologie (Ed. O. H. Schindewolf), Borntraeger, Berlin.
- WEST, D. L., 1978. — Reproductive biology of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia : Buccinidae). II. Spermiogenesis. *Veliger*, **21** : 1-9.

PLATE I

Abyssochrysos : spermatozeugmata.

- A — Paraspermatozoon showing constituent secretory vesicles and central deposit of cytoplasm. Euspermatozoa also visible in figure ($\times 5,600$).
- B — Spermatozeugmata in testis (light microscopy, toluidine-blue stained resin sections). Each paraspermatozoon bears numerous euspermatozoa (attached via their darkly staining heads) to form a mature spermatozeugma ($\times 500$).
- C — Phase-contrast light micrograph of paraspermatozoon (without attached euspermatozoa) showing secretory vesicles ($\times 1,250$).
- D — Periphery of a spermatozeugma. Euspermatozoa cut in transverse section (arrows) are attached via their acrosomes to the paraspermatozoon ($\times 31,400$).
- E, F — Acrosomal region of attached euspermatozoa. Note apical bleb and centrally perforate basal plate ($\times 43,200$; $47,800$).

Abbreviations used in figures

a, acrosomal complex (mature or developing); ab, apical bleb of acrosomal vesicle; am, accessory membrane (of acrosomal complex); an, annulus; ar, axial rod (of acrosomal complex); av, acrosomal vesicle; ax, axoneme; bp, basal plate (of acrosomal complex); c, centriole; eu, euspermatozoa; f, flagellum of euspermatid; G, Golgi complex; gp, glycogen piece; m, mitochondria; M, midpiece; mpe, midpiece element; mt, microtubules; n, nucleus; nc, nucleolus; nf, nuclear fragment (in developing paraspermatozoon); spc, secondary spermatocytes; sz, spermatozeugmata (paraspermatozoon with attached euspermatozoa); v, secretory vesicles of paraspermatozoon.

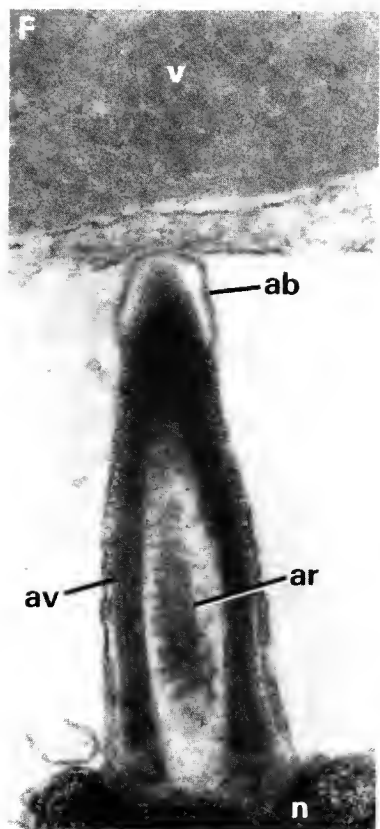
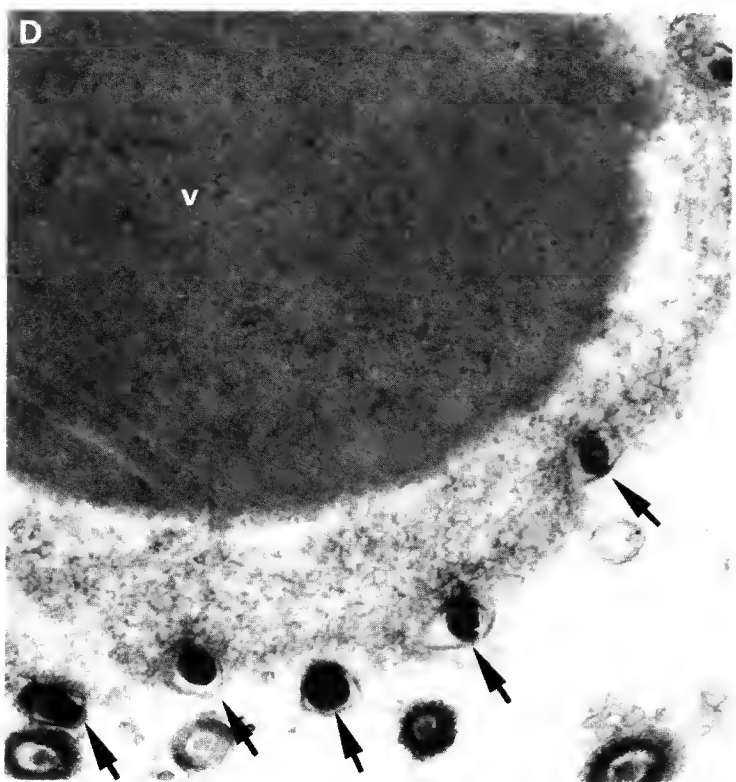
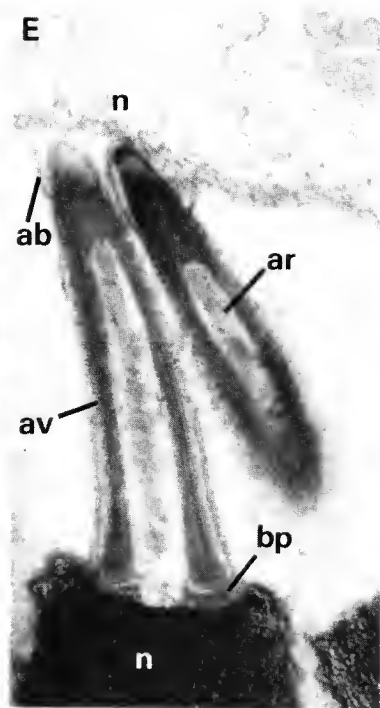
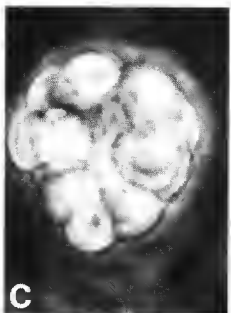
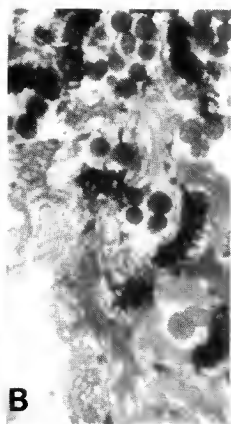
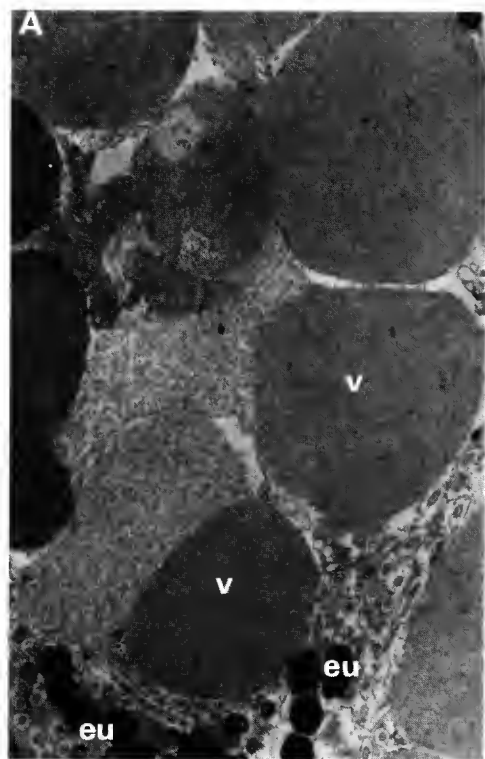


PLATE I

PLATE II

Abyssochrysos : cuspermatozoa.

- A, B — Transverse sections (T.S.) through middle (A) and basal (B) portions of the acrosome ($\times 74,700$).
- C — Longitudinal section (L.S.) of acrosome and apex of nucleus. Basal plate has a central perforation ($\times 40,000$).
- D — L.S. cuspermatozoan heads (= acrosome + nucleus) ($\times 12,000$).
- E — L.S. nucleus-midpiece junction. Shallow basal invagination of nucleus contains the centriolar derivative ($\times 45,000$).
- F — Phase-contrast light micrograph showing cuspermatozoon. Arrow indicates junction of midpiece and glycogen piece ($\times 1,000$).
- G — T.S. midpieces. 5-7 helically coiled mitochondrial elements surround the axoneme ($\times 40,000$).
- H — Oblique L.S. showing helical midpiece elements ($\times 44,000$).
- I — Midpiece-glycogen piece junction with annulus ($\times 50,000$).
- J — T.S. glycogen piece. Note spokes for granule support; oblique sections of midpiece also visible ($\times 47,500$).

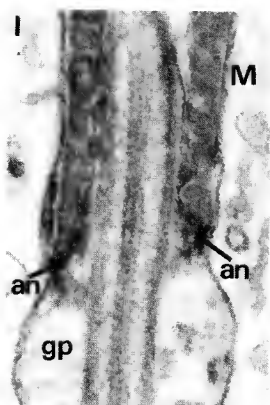
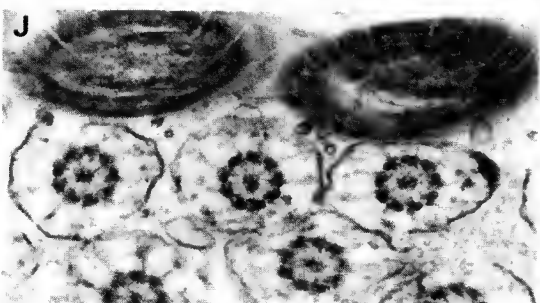
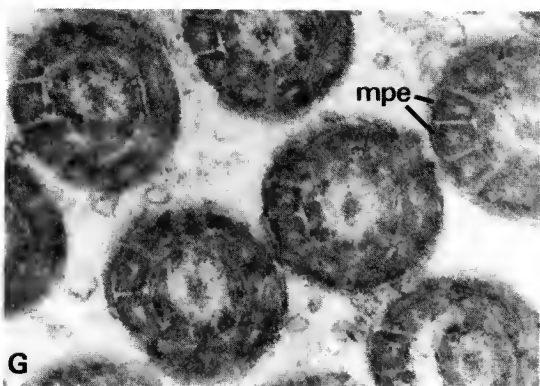
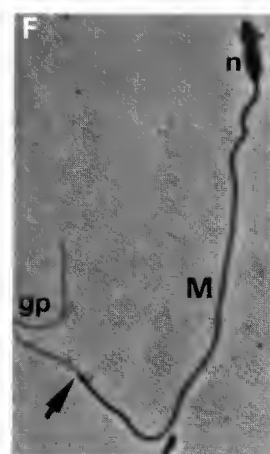
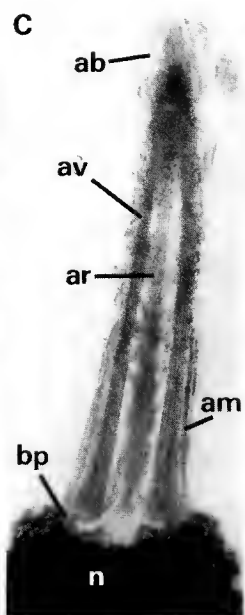
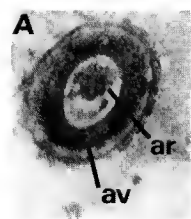


PLATE II

PLATE III

Abyssochrysos : euspermatozoon development.

- A — Spermatogonium of the germinal epithelium. Note granular nucleoplasm and presence of two structured nucleoli ($\times 10,000$).
- B — Primary spermatocytes. Nucleoplasm shows dense patches ($\times 9,000$).
- C — Secondary spermatocytes. Note cytoplasmic bridge (arrows). Chromosome cores clearly visible ($\times 10,150$).
- D — Secondary spermatocyte with cytoplasmic bridge (arrows) and paired centrioles ($\times 14,000$). Inset : detail of centrioles ($\times 28,000$).
- E — Survey section of testis showing secondary spermatocytes, newly formed euspermatids (I), euspermatids at onset of nuclear condensation (II), and advanced euspermatids (III) ($\times 2,100$).

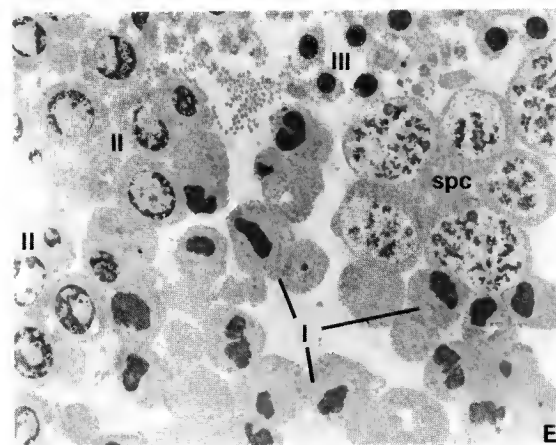
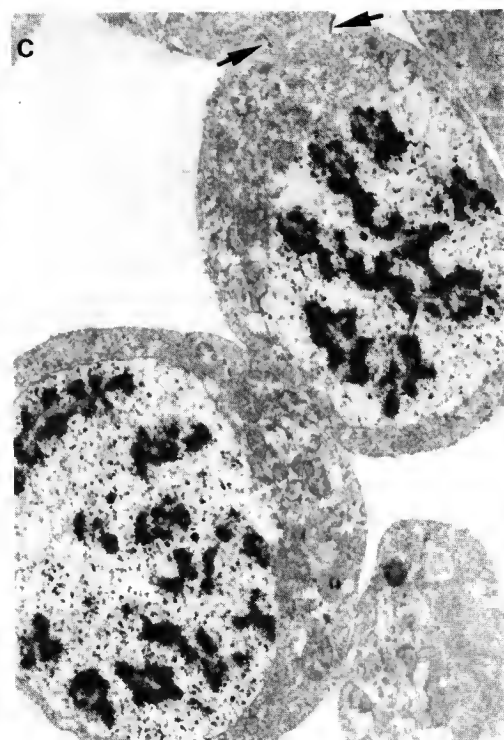
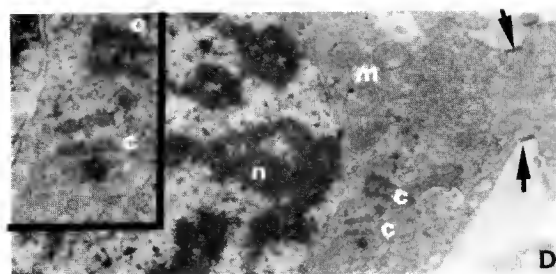
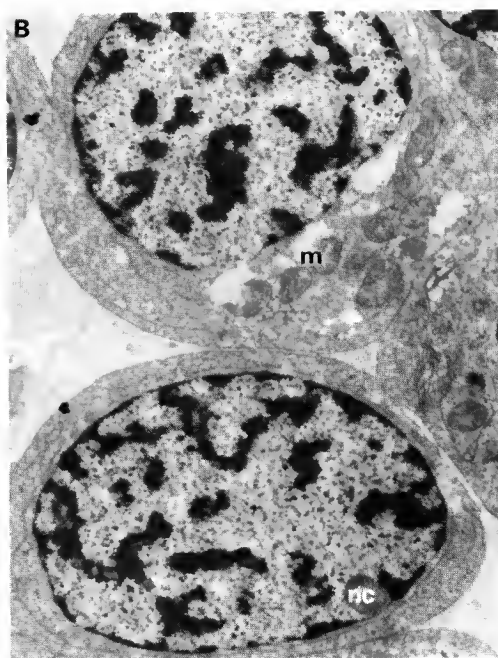
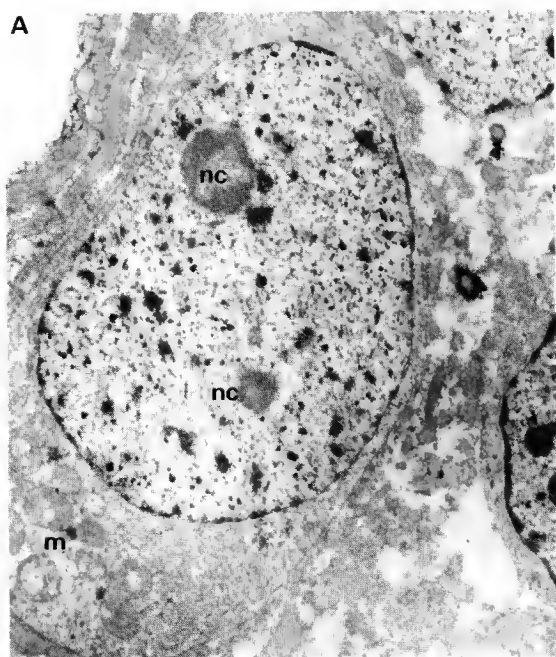


PLATE III

PLATE IV

Abyssochrysos : euspermatozoon development.

- A — Early spermatid at onset of nuclear condensation. Note flagellum developing from centriole at cell periphery and early stage in formation of nuclear invagination (arrow) ($\times 21,300$). Inset : detail of developing nuclear invagination ($\times 38,300$).
- B — Early spermatid showing flagellum and centriole at cell periphery and (arrow) portion of cytoplasmic bridge ($\times 18,600$).
- C — Cytoplasmic bridge (arrows) between euspermatids ($\times 16,000$).
- D — T.S. through developing midpiece of euspermatid (same stage as pl. IV E). Seven mitochondria elongate posteriorly during this process ($\times 21,600$).
- E — L.S. euspermatid showing development of nuclear invagination (now enveloping centriolar derivative), reticular-fibrillar phase of nuclear condensation, and position of mitochondria (see pl. IV D) ($\times 27,600$).

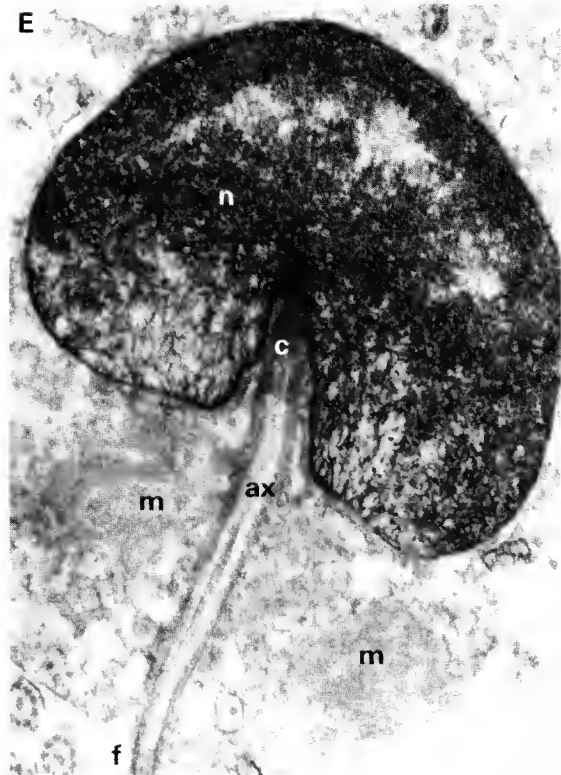
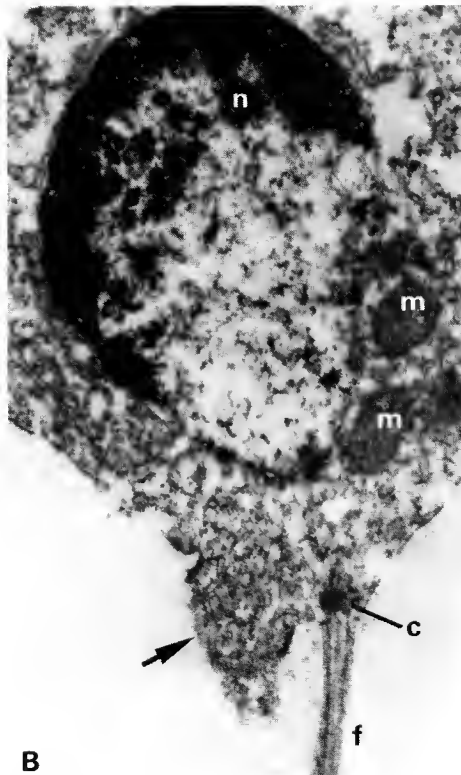
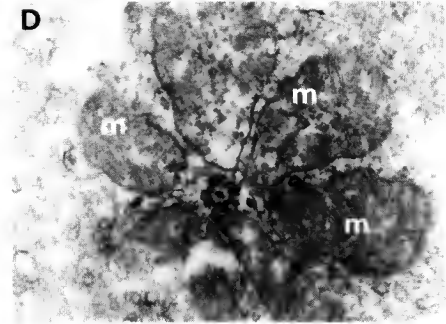
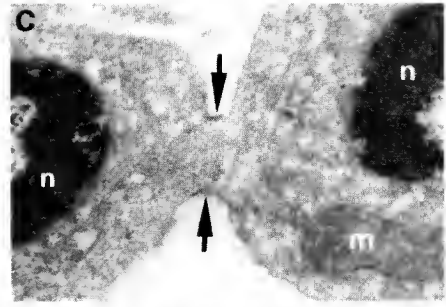
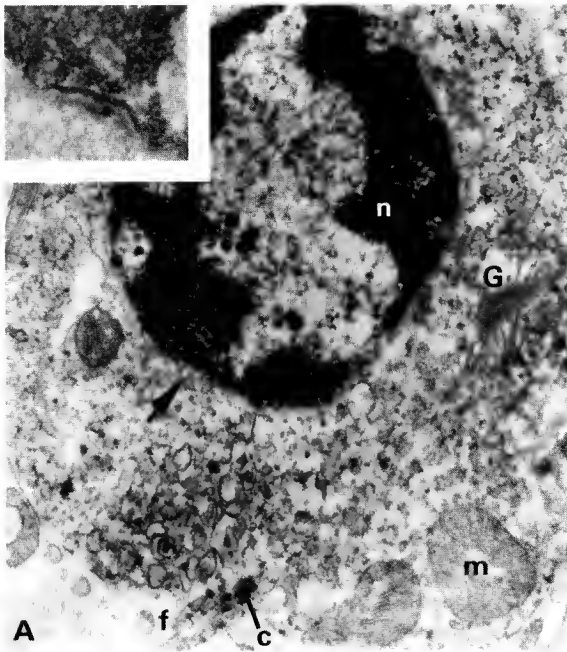


PLATE IV

PLATE V

Abyssochrysos : euspermatozoon development.

- A — Formation of the acrosome by the Golgi complex. At this stage the acrosome is composed of a basal granule and developing acrosomal vesicle. Figure also shows a membrane-bound product (arrow) from the Golgi complex presumably about to fuse with the acrosomal vesicle ($\times 51,500$).
- B — More advanced acrosome. Base of the vesicle has invaginated further ($\times 37,200$).
- C — Same stage as pl. V B, showing relative positions of condensing nucleus (see also pl.IV E), developing midpiece and Golgi-acrosome association ($\times 20,000$).
- D — L.S. euspermatid at longitudinal-fibrillar phase of nuclear condensation. Mitochondria have commenced elongation, while anteriorly the acrosome tilts into position at the nuclear apex ($\times 24,400$).
- E — L.S. Nucleus-midpiece junction of advanced stage euspermatid. The nucleus is at the longitudinal-lamellar phase of condensation. Elongate mitochondria now form the midpiece elements ($\times 24,400$). Inset : detail nuclear lamellae ($\times 54,800$).

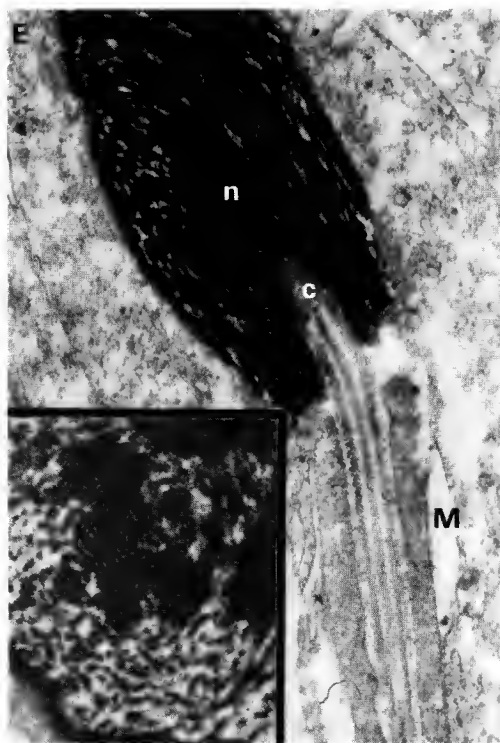
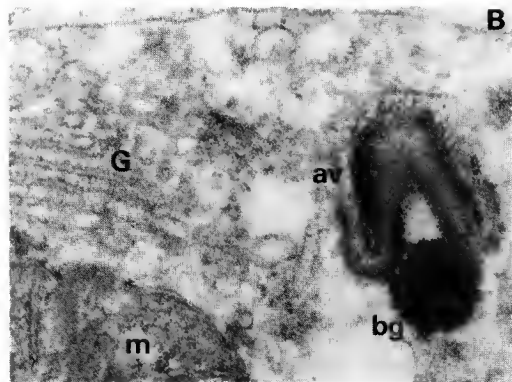
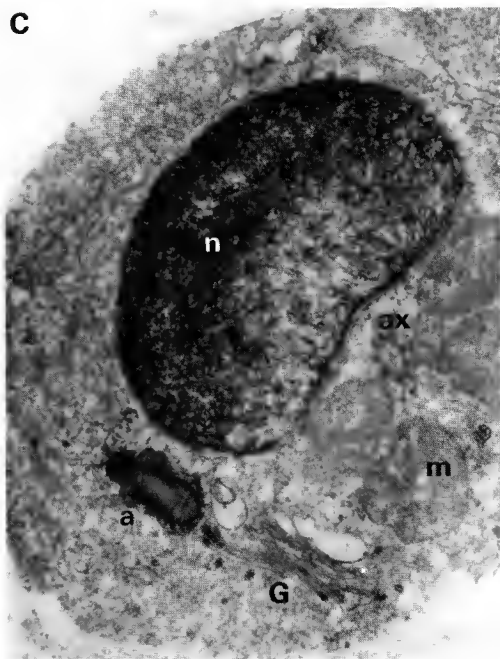
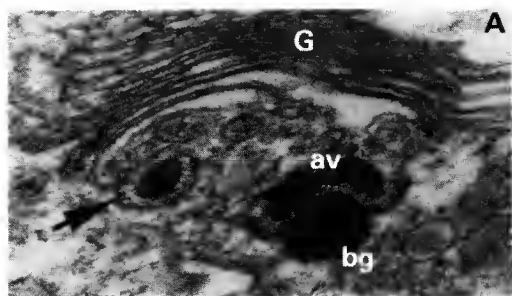


PLATE V

PLATE VI

Abyssochrysos : euspermatozoon development (concluded); paraspermatozoon development.

- A — T.S. late euspermatid midpiece showing cristae in periaxonemal element ($\times 27,800$).
- B — T.S. late euspermatid midpiece with surrounding microtubules in cytoplasmic sheath ($\times 27,000$).
- C — Early stage of paraspermatozoon development (from primary spermatocytes). Note nucleolus, nuclear fragments, mitochondria, and lobulate (fragmenting) nucleus ($\times 14,800$).
- D — Developing paraspermatozoon showing three Golgi complexes, mitochondria and numerous developing secretory vesicles (forming within dilated portions of the endoplasmic reticulum) ($\times 8,700$).

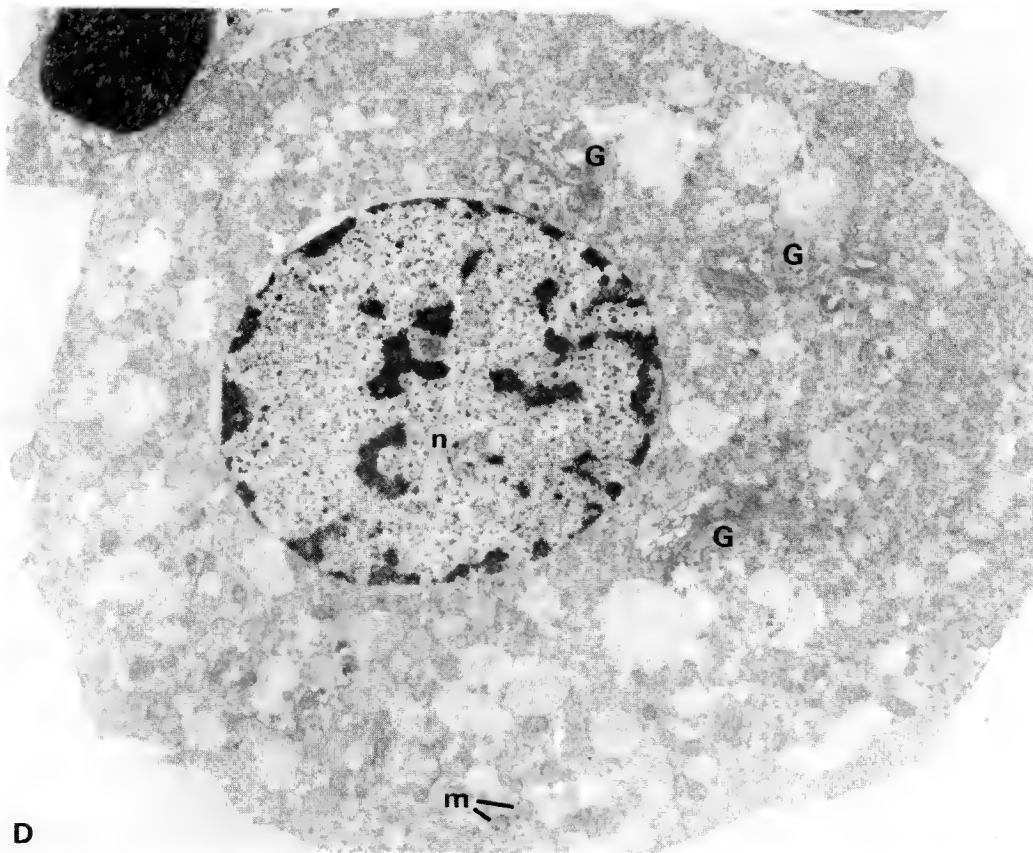
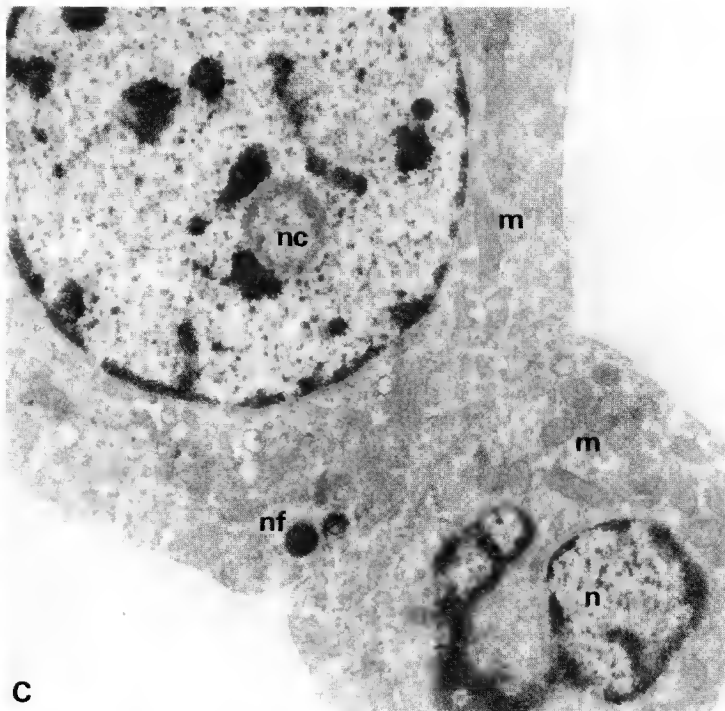
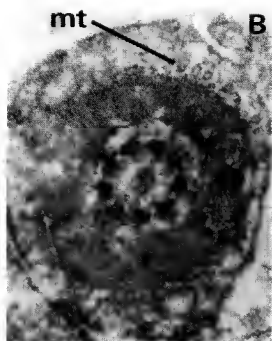
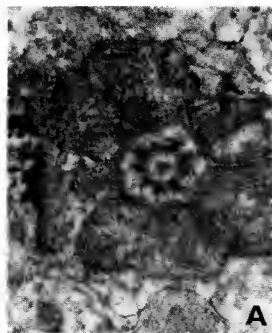


PLATE VII

Abyssochrysos : paraspermatozoon development (concluded).

- A — Almost mature paraspermatozoon showing vesicles at various stages of compaction, and scattered, dense nuclear fragments ($\times 10,500$).
- B — Light micrograph showing spermatzeugmata and developing paraspermatozoa and euspermatids within the testis (toluidine-blue stained resin sections) ($\times 500$).
- C — Almost mature paraspermatozoon — note extensive cytoplasmic deposit and differing electron-density of secretory vesicles ($\times 5,500$).

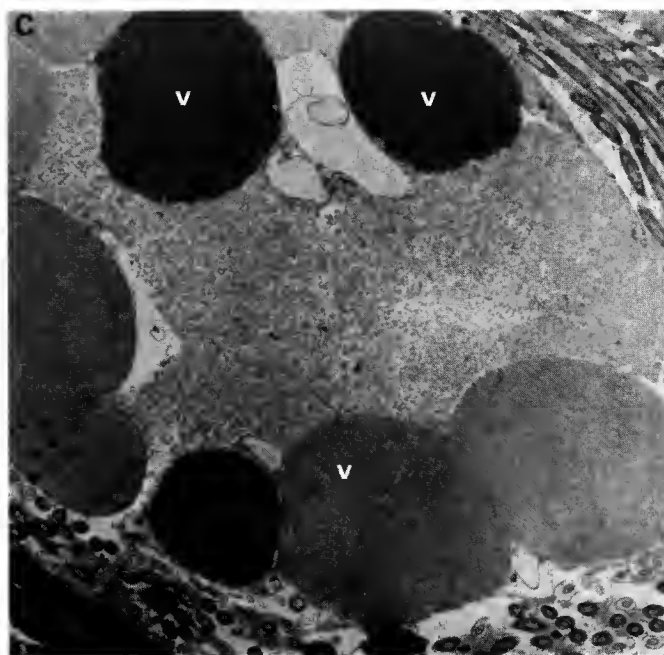
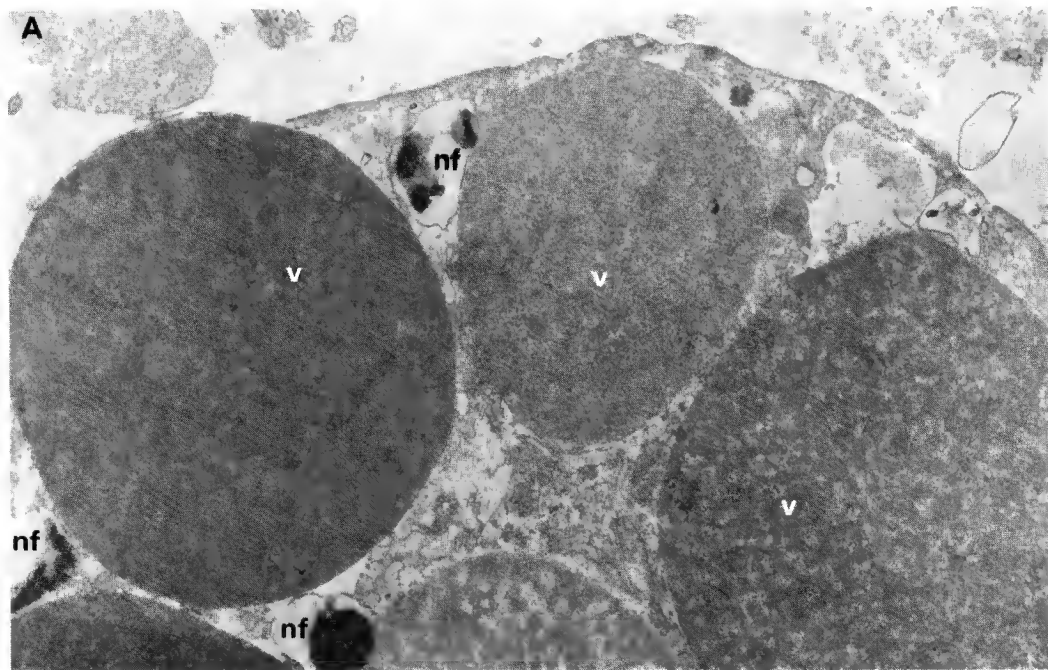


PLATE VII

Quatre nouvelles espèces de *Capillaria* (Nematoda, Capillariinae) parasites de Chiroptères du Gabon

par Jean-Lou JUSTINE

Résumé. — Description de quatre espèces de *Capillaria* parasites de microchiroptères du Gabon. Les trois premières espèces ont en commun : chez le mâle, deux ailes latéro-caudales, une bourse caudale membraneuse, un cirre inerme ; chez la femelle, la présence d'un appendice vulvaire et des œufs à surface lisse. *Capillaria landanae* n. sp., de l'intestin et estomac de *Rhinolophus silvestris*, a un spicule fin strié transversalement, long de 650 μ m, une bourse caudale de petite dimension soutenue par deux expansions pulpeuses bifurquées, et la femelle possède un prolongement fibreux à l'extrémité postérieure de l'ovaire et une petite bande bacillaire médiane en plus des bandes latérales. *C. brosetti* n. sp., de l'intestin de *Rhinolophus landeri*, a un spicule non sclérifié, presque invisible, long de 300 μ m, un cloaque à cuticule interne puissante, une bourse caudale de grande dimension soutenue par deux expansions massives portant chacune trois papilles. *C. gabonensis* n. sp., de l'intestin de *R. landeri*, est proche de *C. brosetti* mais est différencié par la forme des stichocytes et les dimensions des œufs. Une quatrième espèce, *C. magnova* n. sp., de l'estomac de *Miniopterus inflatus*, est décrite à partir de femelles seulement. Cette espèce a aussi un appendice vulvaire ; elle se différencie des trois autres par ses œufs de dimensions importantes et pourvus de stries au niveau des pôles. L'existence de spicules non sclérifiés, visibles seulement avec un microscope équipé du contraste interférentiel de Nomarski (chez *C. brosetti*, *C. gabonensis* et probablement d'autres espèces), est considérée comme un argument contre la validité du genre *Skrjabinocapillaria* Skarbilovitch, 1946.

Mots-clés. — *Capillaria landanae* n. sp., *C. brosetti* n. sp., *C. gabonensis* n. sp., *C. magnova* n. sp., *Skrjabinocapillaria*, Nematoda, Capillariinae, *Rhinolophus silvestris*, *R. landeri*, *Miniopterus inflatus*, Mammalia, Chiroptera, Gabon.

Abstract. — Four new species of *Capillaria*, parasites of microchiropterans, are described from Gabon. Three species share : two latero-caudal alae, a membranous caudal bursa and a non-spiny cirrus in the male ; presence of a vulvar appendage and eggs with smooth surfaces in the female. *Capillaria landanae* n. sp. is found in the intestines and stomach of *Rhinolophus silvestris*. The male has a thin, transversally striated spicule 650 μ m in length, and a small membranous caudal bursa which surrounds two forked protrusions ; the female has an ovary provided with a posterior fibrous expansion and a small median bacillary band in addition to the two usual lateral bands. *C. brosetti* n. sp. is found in the intestines of *Rhinolophus landeri*. The male has a non-sclerified, almost invisible spicule 300 μ m in length, a cloaca with a powerful internal cuticle, and a large caudal membranous bursa which surrounds two massive protrusions each of which bears three papillae. *C. gabonensis* n. sp., found in the intestines of *R. landeri*, is similar to *C. brosetti* but is distinguished by the shape of stichocytes and the egg dimensions. A fourth species, *C. magnova* n. sp., is found in the stomach of *Miniopterus inflatus*, and is described only from females. This species also has a vulvar appendage and it is distinguished from the three above species by its eggs, which have greater dimensions and bear polar striations. The existence of non-sclerified spicules in *C. brosetti* and *C. gabonensis* (probably also found in other species) and which are only visible with a microscope equipped with Nomarski interference contrast is considered to be an argument against the validity of the genus *Skrjabinocapillaria* Skarbilovitch, 1946.

Key-words. — *Capillaria landauae* n. sp., *C. brosetti* n. sp., *C. gabonensis* n. sp., *C. magnova* n. sp., *Skrjabinocapillaria*, Nematoda, Capillariinae, *Rhinolophus silvestris*, *R. landeri*, *Miniopterns inflatus*, Mammalia, Chiroptera, Gabon.

J.-L. JUSTINE, *Laboratoire des Vers, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05.*

INTRODUCTION

CHABAUD et LANDAU ont récolté en 1977 plusieurs espèces de *Capillaria* de chauves-souris au Gabon. Une première espèce, *C. chabaudi*, a été décrite précédemment (JUSTINE, 1989). Quatre autres espèces sont décrites dans cet article. Ces cinq espèces sont les premiers *Capillaria* décrits de chauves-souris d'Afrique Centrale (cf. ANCIAUX DE FAVAU, 1984).

Les observations ont été effectuées avec un microscope à contraste interférentiel de Nomarski. Les spécimens sont déposés au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN).

MATÉRIEL EXAMINÉ

Lot 238 PB : Hôte: *Rhinolophus silvestris* Aellen, 1959 (Rhinolophidae). Localité, date : anciennes mines de fer, Be' nga, Gabon, 23 juillet 1977. Estomac : *Capillaria chabaudi* Justine, 1989 : 3 ♂ (1 holotype et 2 paratypes), 8 ♀ (1 allotype et 7 paratypes). Intestin : *Capillaria gabonensis* n. sp. : 1 ♂ et 2 ♀.

Lot 130 PB : Hôte : *Rhinolophus landeri* Martin, 1838 (Rhinolophidae). Localité, date : Makokou, Gabon, 9 juillet 1977. Estomac : *Capillaria landauae* n. sp. : 3 ♀, 1 ♀ incomplète. Intestin : *Capillaria brosetti* n. sp. : 2 ♂ et 2 ♀, et *Capillaria landauae* n. sp. : 2 ♂ et 3 ♀.

Lot 252 PB : Hôte : *Miniopterns inflatus* Thomas, 1903 (Vespertilionidae). Localité, date : Grotte du Faucon, Belinga, Gabon, 25 juillet 1977. Estomac : *Capillaria magnova* n. sp. : 5 ♀.

LISTE DES ABRÉVIATIONS (DANS LES FIGURES)

Abbreviation list (in figures)

- BB : bande bacillaire latérale, vue de surface / *lateral bacillary band, surface view.*
bb : bande bacillaire latérale, vue par transparence / *lateral bacillary band, as seen through the body.*
BBM : bande bacillaire médiane, vue de surface / *median bacillary band, surface view.*
ce : canal éjaculateur, coupe optique / *ejaculatory duct, as seen via optical section.*
cu : cuticule du cloaque, coupe optique / *cloaca cuticle, optical section.*
i : intestin, coupe optique / *intestine, optical section.*
I-R : limite intestin-rectum / *intestine-rectum junction.*
PF : extrémité postérieure du prolongement fibreux de l'ovaire / *posterior extremity of the ovary's fibrous expansion.*
PO : extrémité postérieure de l'ovaire / *posterior extremity of ovary.*
PT : extrémité postérieure du testicule / *posterior extremity of testis.*
S-CE : limite sphincter musculaire-canal éjaculateur / *muscular sphincter-ejaculatory duct junction.*
SM : sphincter musculaire / *muscular sphincter.*
s : spicule, coupe optique / *spicule, optical section.*
ss : surface du spicule / *spicule surface.*

t : testicule, coupe optique / *testis, optical section*.

vs : vésicule séminale, coupe optique / *seminal vesicle, optical section*.

VS-S : limite vésicule séminale-sphincter musculaire / *seminal vesicle-muscular sphincter junction*.

VV-VU : limite vagin vrai-vagin utérin / *vagina vera-vagina uterina junction*.

vu : vagin utérin, coupe optique / *vagina uterina, optical section*.

1, 2, etc. : numéros des stichocytes / *stichocyte numbers*.

***Capillaria landauae* n. sp.**

(Fig. 1-5)

HÔTE : *Rhinolophus landeri* Martin, 1838 (Rhinolophidae).

LOCALISATION ANATOMIQUE : Intestin et estomac.

LOCALITÉ, DATE : Makokou, Gabon, 9 juillet 1977.

MATÉRIEL EXAMINÉ : Intestin : 2 ♂ (1 holotype et 1 paratype emmêlé avec une femelle), 4 ♀ entières mûres (1 allotype, 3 paratypes); estomac : 3 ♀ paratypes. Lots 130 PB (intestin) et 130 PB (estomac).

DESCRIPTION

Mâles (mesures de l'holotype et, entre parenthèses, mesures chez le paratype)

Aspects généraux : Corps long de 5600 μm , large de 40 μm au niveau de la jonction œsophage-intestin, largeur maximum 43 μm . Anneau nerveux situé à (50 μm) en arrière de l'apex (fig. 1A). Prœsophage long de 220 (240) μm (fig. 1A). Œsophage total long de 2300 μm .

Stichosome : Stichocytes disposés sur une seule rangée, nombre de stichocytes environ 33. Stichocytes allongés, plus longs que larges. Plus long stichocyte (le 18^e chez le paratype) long de 130 μm et large de 30 μm (fig. 1B).

Bandes bacillaires et stries cuticulaires : Deux bandes bacillaires latérales égales, larges à l'avant et au milieu du corps, plus étroites à l'arrière. Largeur maximale des bandes bacillaires 18 μm , pores très visibles et disposés sur 3-4 rangées, en avant (fig. 1C) et en arrière (fig. 1D) de la jonction œsophage-intestin; largeur des bandes bacillaires 13 μm , pores disposés sur 3-4 rangées, au niveau du stichosome (fig. 1B). Stries cuticulaires transversales espacées de 1,5 μm au niveau du milieu du corps (fig. 1D), de 2,6 μm au niveau du canal éjaculateur.

Appareil génital mâle : Extrémité antérieure du testicule au niveau de la jonction œsophage-intestin. Extrémité postérieure du testicule au niveau du sphincter vésicule séminale-canal éjaculateur (fig. 1E). Canal déférent différencié en une vésicule séminale à paroi fine, continuée vers l'arrière par un sphincter musculaire puis un canal éjaculateur à paroi épaisse et apparemment glandulaire (fig. 1E). Longueur du sphincter (85) μm . Longueur du canal éjaculateur 390 μm (370), largeur 35 μm (fig. 1E, 2). Cloaque faisant suite au canal éjaculateur, à paroi fine et musculaire (fig. 2). Insertion du spicule dans le cloaque 210 μm en arrière de l'extrémité antérieure du cloaque (fig. 2). Longueur totale du cloaque 940 μm . Spicule fin, peu sclérifié, avec stries transversales (fig. 2). Extrémité antérieure du spicule non élargie; largeur maximale du spicule 6 μm , largeur dans la région moyenne 5 μm ; extrémité postérieure du

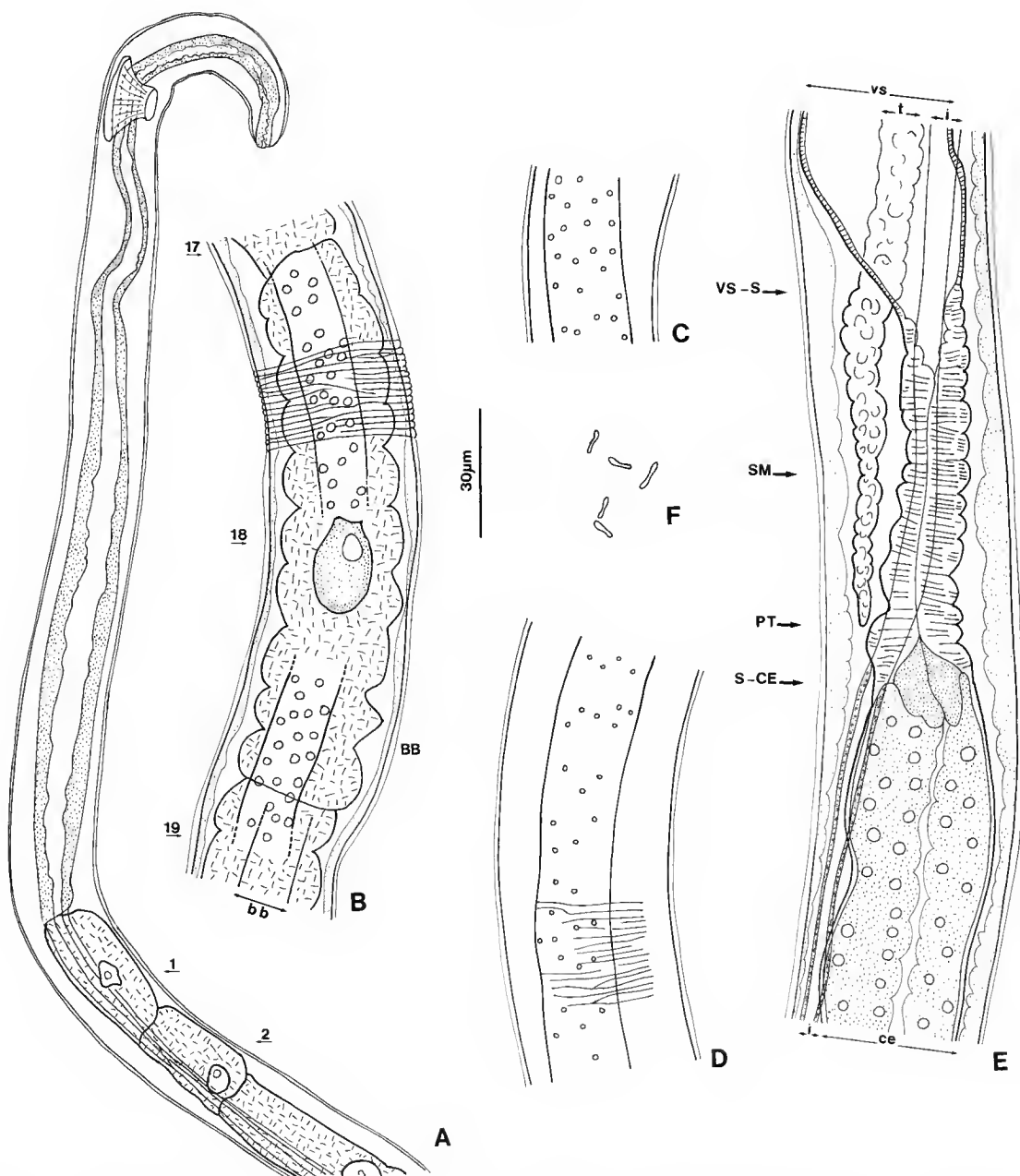


FIG. 1. — *Capillaria landauae* n. sp., ♂. A, paratype, vue latérale, extrémité antérieure du corps, anneau nerveux, préœsophage, premiers stichocytes; B, paratype, vue latérale, plus long stichocyte, bandes bacillaires, stries cuticulaires transversales; C, vue latérale, bande bacillaire au niveau des stichocytes postérieurs; D, vue latérale, 200 μ m en arrière de la jonction œsophage-intestin, bande latérale et stries cuticulaires; E, vue latérale, sphincter entre la vésicule séminale et le canal éjaculateur, extrémité postérieure du testicule; F, spermatozoïdes dans la partie postérieure de la vésicule séminale. (Échelle 30 μ m.)

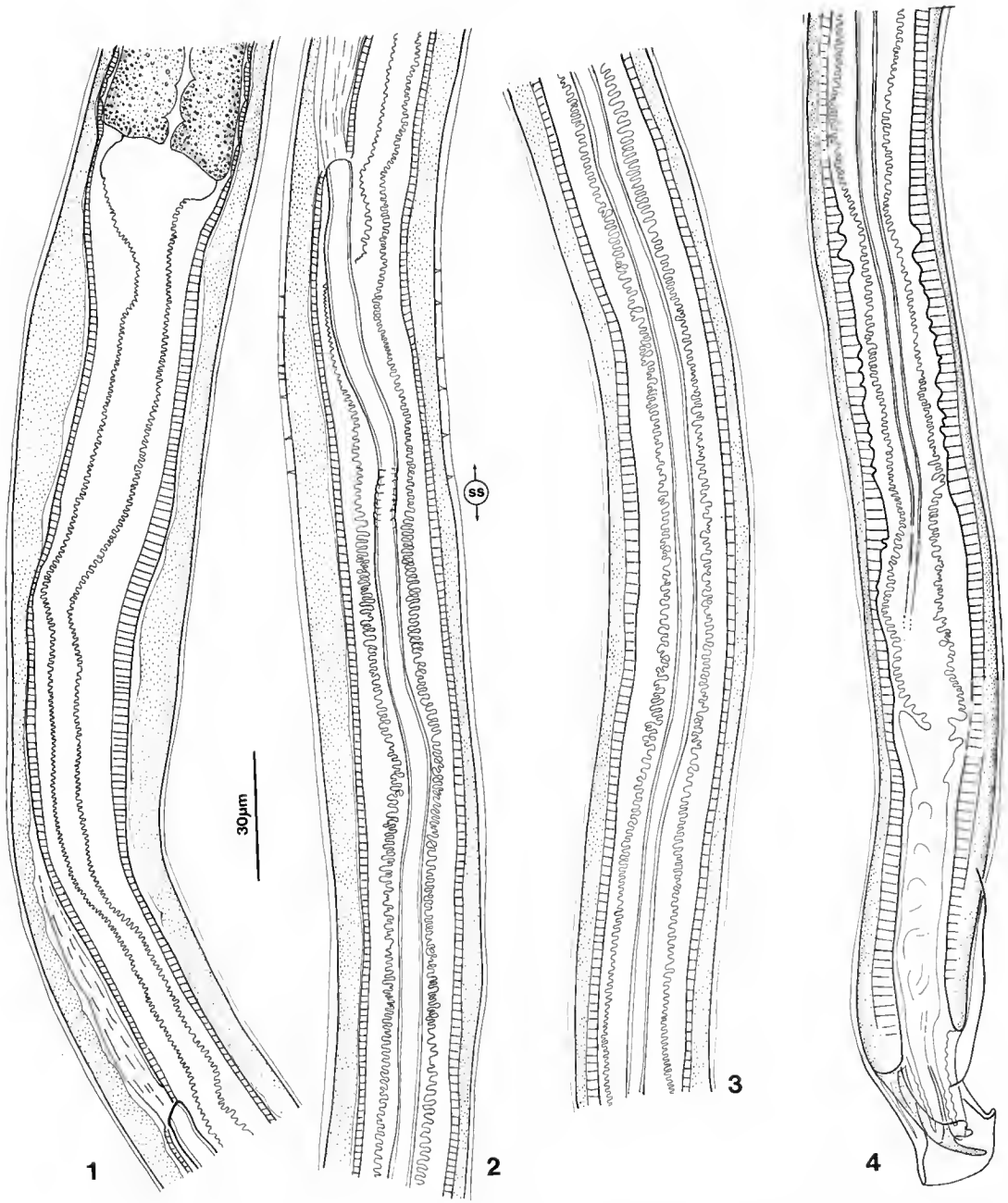


FIG. 2. — *Capillaria landauae* n. sp., ♂ holotype. Région postérieure du corps, vue latérale, dessin en quatre morceaux 1, 2, 3, 4. Stries superficielles transversales du spicule partiellement représentées; extrémité postérieure du spicule non visible. (Échelle 30 μm.)

spicule effilée, non visible (fig. 2). Longueur visible du spicule $630\text{ }\mu\text{m}$; longueur estimée $650\text{ }\mu\text{m}$. Spicule non sorti du corps chez les deux spécimens. Cirre inerme, à peine évaginé (sur $30\text{ }\mu\text{m}$) chez l'holotype (fig. 3). Insertion de la partie externe du cirre bien visible à partir de la cuticule du corps, au niveau de l'ouverture cloacale (fig. 3B, 3C). Cirre présentant des ondulations fines et régulières dans la plus grande partie du cloaque, sauf dans la région tout à fait postérieure où le cirre paraît épais et sans ondulations (fig. 2). La jonction de l'intestin avec l'appareil génital n'a pas pu être observée, mais se situe au niveau du canal éjaculateur.

Extrémité caudale du corps (fig. 2, 3) : Petite bourse membraneuse, haute de $25\text{ }\mu\text{m}$, longue de $20\text{ }\mu\text{m}$, large de $30\text{ }\mu\text{m}$, supportée par une paire d'expansions pulpeuses; chaque expansion pulpeuse porte deux prolongements : un distal effilé, et un proximal en forme de cœur. Deux ailes latéro-ventrales plus longues que hautes; longueur des ailes latérales $55\text{ }\mu\text{m}$, hauteur maximale $10\text{-}15\text{ }\mu\text{m}$. Distance de l'orifice cloacal à l'extrémité postérieure du corps $35\text{ }\mu\text{m}$. Extrémité postérieure des ailes latérales postérieure à l'orifice cloacal, et située à $20\text{ }\mu\text{m}$ de l'extrémité postérieure du corps.

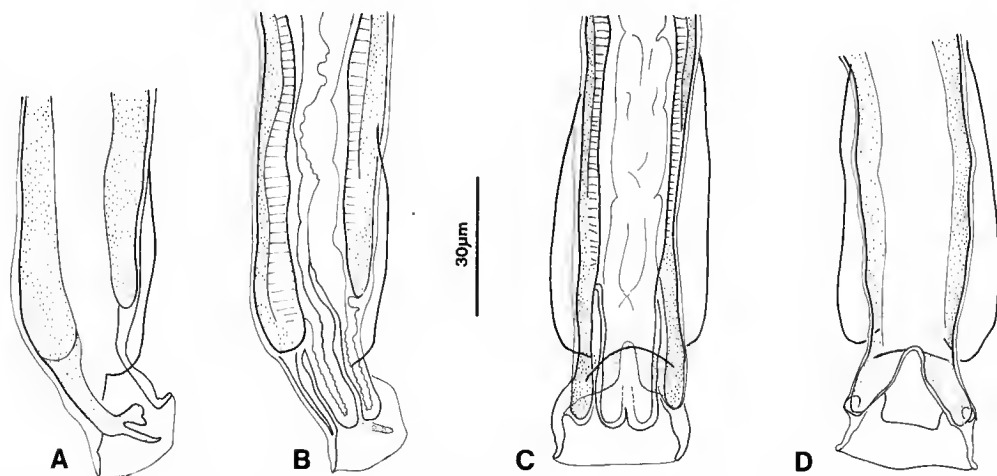


FIG. 3. — *Capillaria lundauae* n. sp., ♂ holotype, extrémité postérieure du corps. A, B, vue latérale : A, éléments latéraux représentés, B, coupe optique; C, vue ventrale; D, vue dorsale. (Échelle $30\text{ }\mu\text{m}$.)

Femelles de l'intestin (mesures de l'allotype et, entre parenthèses, mesures chez deux paratypes)

Aspects généraux : Corps long de $7200\text{ }\mu\text{m}$ ($8200, 7900$), large de $55\text{ }\mu\text{m}$ ($58, 64$) au niveau de la vulve, large de $68\text{ }\mu\text{m}$ ($62, 82$) au niveau du dernier stichocyte, largeur maximale $90\text{ }\mu\text{m}$. Anneau nerveux (fig. 4A) à $(140)\text{ }\mu\text{m}$ de l'apex. Précæsophage (fig. 4A) long de $195\text{ }\mu\text{m}$ ($320, 190$). Œsophage total long de $2900\text{ }\mu\text{m}$ ($3700, 3300$).

Stichosome : Stichocytes disposés sur une seule rangée, nombre de stichocytes 38. Dernier stichocyte (fig. 4C) long de $50\text{ }\mu\text{m}$ et large de $40\text{ }\mu\text{m}$. Plus long stichocyte (fig. 4B, 5A), long de $70\text{ }\mu\text{m}$ (100) et large de $45\text{ }\mu\text{m}$ (30). Muscles constricteurs des stichocytes bien visibles au milieu du stichosome (fig. 4B).

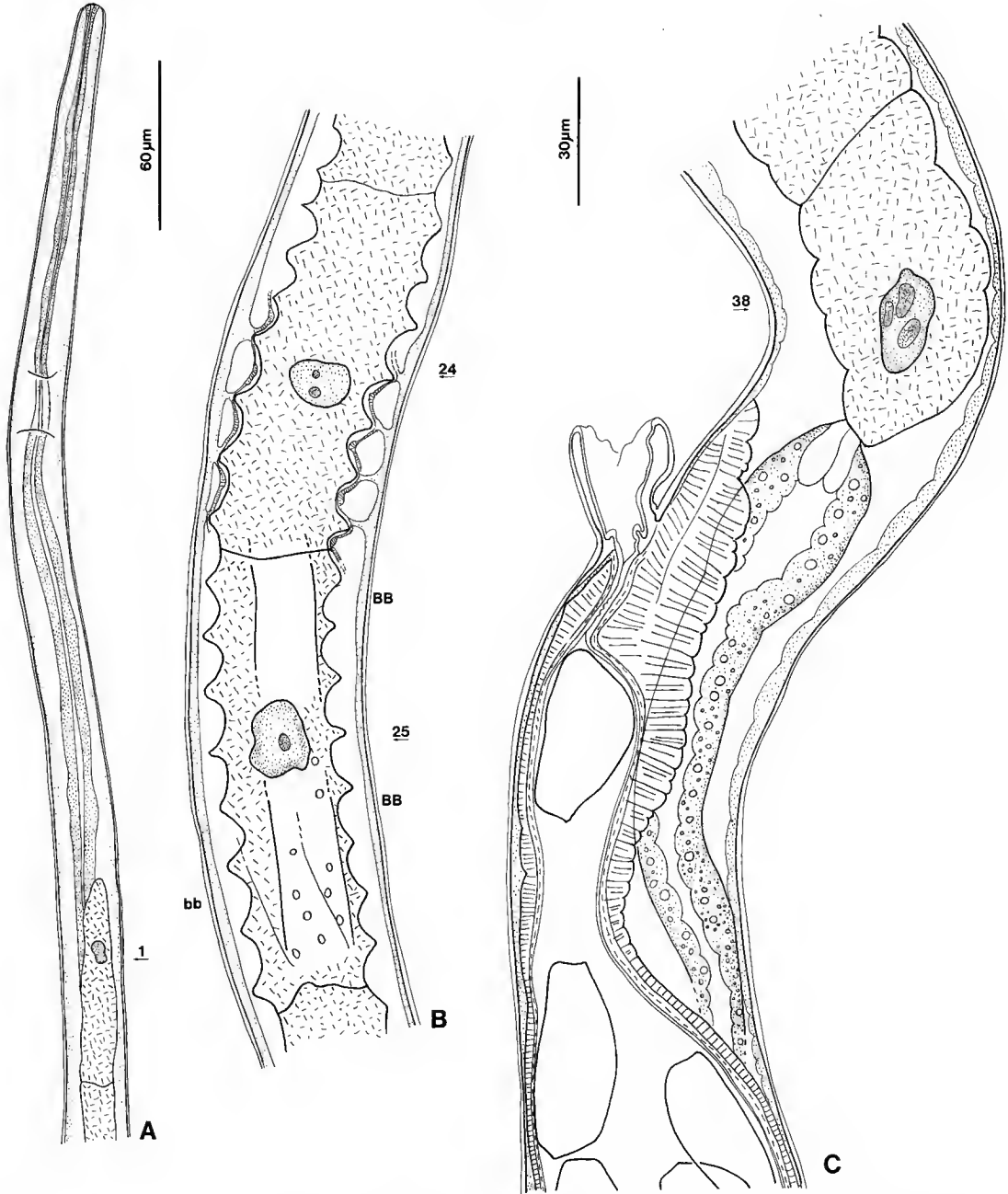


FIG. 4. — *Capillaria landauae* n. sp., ♀. A, paratype, vue latérale, extrémité antérieure du corps, anneau nerveux, préœsophage, premiers stichocytes; B, paratype, vue latérale, longs stichocytes; muscles constricteurs des stichocytes et bandes bacillaires représentées; C, allotype, vue latérale, région vulvaire, derniers stichocytes, vulve, vagin vrai (coelomocytes non représentés). (A, échelle 60 µm; B, C, échelle 30 µm.)

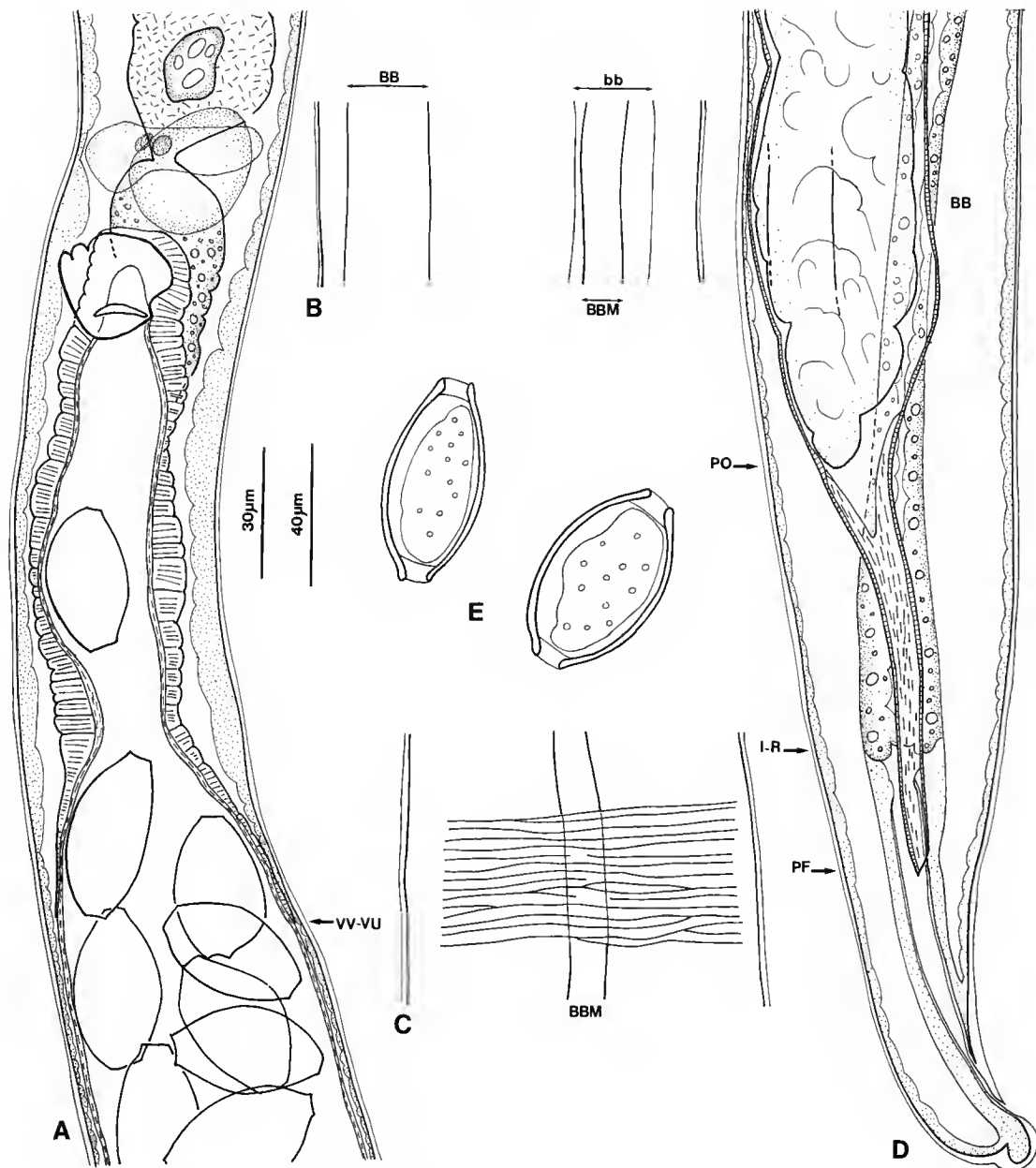


FIG. 5. — *Capillaria landauae* n. sp., ♀. A, allotype, vue ventrale, région vulvaire; derniers stichocytes, vulve, vagin vrai et début du vagin utérin; B, vue oblique, paratype, 1200 µm en arrière de la vulve, bandes bacillaires latérales et bande bacillaire médiane ventrale; C, vue ventrale, allotype, 250 µm en arrière de la vulve, bande bacillaire médiane, stries transversales superficielles de la cuticule; D, paratype, extrémité postérieure du corps, vue latérale: extrémité postérieure de l'ovaire avec prolongement fibreux; E, paratypes, œufs, coupe optique. (A, échelle 40 µm; B-E, échelle 30 µm.)

Bandes bacillaires et stries cuticulaires : Deux bandes bacillaires latérales égales et une bande bacillaire ventrale, pores non visibles; largeur des bandes latérales $14\mu\text{m}$ au niveau du milieu du stichosome (fig. 4B), $18\text{--}19\mu\text{m}$ en arrière de la vulve (fig. 5B), $15\mu\text{m}$ au niveau de l'extrémité postérieure de l'ovaire (fig. 5D). Bande bacillaire médiane peu visible, discernable seulement dans la partie postérieure du corps, largeur $7\text{--}8\mu\text{m}$ (fig. 5B, 5C). Stries cuticulaires transversales bien visibles, espacées de $2,1\mu\text{m}$ en arrière de la vulve (fig. 5C).

Appareil génital femelle : Présence d'un appendice vulvaire, formé par un repli de la cuticule (fig. 4C, 5A). Distance de la vulve à l'extrémité postérieure du stichosome $60\mu\text{m}$. Vagin vrai (= *vagina vera*) long de $170\mu\text{m}$ (fig. 5A). Œufs présents dans le vagin vrai et dans le vagin utérin (*vagina uterina*) (fig. 5A). Œufs non embryonnés, à bouchons non saillants et coque apparemment lisse (fig. 5E). Dimensions des œufs $44\text{--}47 \times 23\text{--}27\mu\text{m}$.

Extrémité postérieure du corps : Rectum long de $60\mu\text{m}$ (85, 58, 63). Extrémité postérieure de l'ovaire très éloignée de la queue et très antérieure au rectum; distance de l'extrémité postérieure de l'ovaire à la queue $140\mu\text{m}$ (165, 165, 170). Ovaire continué vers l'arrière par un prolongement fibreux (fig. 5D). Cette structure donne un aspect très caractéristique à l'extrémité caudale de la femelle. Anus subterminal.

Femelles de l'estomac (mesures chez trois paratypes)

Longueur du corps 11200 , 10500 , $11100\mu\text{m}$, largeur maximum 95 , $105\mu\text{m}$, largeur au niveau du dernier stichocyte 62 , 62 , $63\mu\text{m}$, longueur de l'œsophage 3000 , 2800 , $3200\mu\text{m}$, longueur du préœsophage 220 , 225 , $230\mu\text{m}$, nombre de stichocytes 34 , 37 , 31 , longueur du dernier stichocyte 70 , $78\mu\text{m}$, largeur du dernier stichocyte 39 , $38\mu\text{m}$, longueur du rectum 105 , $105\mu\text{m}$, œufs $46\text{--}50 \times 26\text{--}28\mu\text{m}$, distance de l'ovaire à l'extrémité postérieure du corps 130 , $98\mu\text{m}$.

Détails morphologiques : Les femelles de l'estomac présentent les caractéristiques des femelles de *C. landauae* de l'intestin, à savoir présence d'un appendice vulvaire, d'un prolongement fibreux postérieur à l'ovaire, d'une bande bacillaire médiane étroite et de deux bandes bacillaires latérales larges. Les femelles trouvées dans l'estomac sont plus grandes que celles de l'intestin. En dépit de cette différence, la similitude morphologique montre qu'il s'agit de la même espèce dans les deux organes.

ÉTYMOLOGIE : L'espèce est dédiée à Irène LANDAU qui a récolté le matériel.

DISCUSSION

Capillaria landauae se distingue facilement de *Capillaria brosetti*, trouvé dans le même organe (intestin) du même hôte, pour le mâle, par les dimensions et la morphologie de la bourse caudale, et pour la femelle, par la morphologie de l'extrémité postérieure de l'ovaire.

Capillaria landauae ressemble à *Capillaria chabaudi*, aussi parasite de l'estomac de chauve-souris au Gabon, mais chez un autre hôte (*Rhinolophus silvestris*), par les dimensions de la bourse et la morphologie générale; elle s'en distingue, chez le mâle, par la forme des expansions pulpeuses soutenant la bourse caudale et la présence de stries transversales sur le spicule, et chez la femelle, par la morphologie de l'extrémité postérieure de l'ovaire (tabl. I).

Les espèces de *Capillaria* de chauve-souris qui ressemblent à *C. landauae* sont d'abord

celles qui ressemblent à *C. chabaudi* par les caractères suivants : chez le mâle, présence d'ailes latéro-caudales et d'une bourse membraneuse, expansions pulpeuses soutenant la bourse caudale de forme bifurquée, cirre inerme, spicule bien visible de longueur proche de $600\text{ }\mu\text{m}$ et à extrémité postérieure effilée ; chez la femelle, présence d'un appendice vulvaire. Ces quatre espèces (JUSTINE, 1989) sont :

- *C. rhinolophi* Mészáros, 1973, de l'estomac de *Rhinolophus sinicus* au Viêt-Nam ;
- *C. kaslmirensis* Raina et Kaul, 1982, de l'estomac de *Myotis muricola* en Inde ;
- *C. pipistrelli* Yamaguti, 1941 sensu Wang, 1982 (= *Capillaria* sp. 1 in JUSTINE, 1989), de *Pipistrellus abramus* en Chine ;
- *C. speciosa* Beneden, 1873 sensu Zdzitowiecki, 1970 nec Beneden (= *Capillaria* sp. 2 in JUSTINE, 1989), de l'estomac de *Myotis myotis*, *M. nattereri* et *M. daubentonii* en Pologne.

Aucune de ces espèces n'a néanmoins une morphologie de la bourse caudale semblable à celle de *C. landauae*.

C. martinezi Caballero, 1942, dans la redescription de RUTKOWSKA (1980), basée sur des parasites de *Eptesicus fuscus dutertrei* à Cuba (longueur du spicule $680\text{--}840\text{ }\mu\text{m}$), ressemble à *C. landauae* par la forme des expansions pulpeuses de la bourse. L'espèce peut être différenciée par les dimensions des œufs ($48\text{--}58 \times 25\text{--}27\text{ }\mu\text{m}$) et par la forme de l'extrémité distale du spicule, qui est élargie.

C. landauae est donc différent de tous les Capillariinae connus chez les Chiroptères.

***Capillaria brosetti* n. sp.**

(Fig. 6-10)

HÔTE : *Rhinolophus landeri* Martin, 1838 (Rhinolophidae).

LOCALISATION ANATOMIQUE : Intestin.

LOCALITÉ, DATE : Makokou, Gabon, 9 juillet 1977.

MATÉRIEL EXAMINÉ : 2 ♂ (1 holotype et 1 paratype auquel il manque la partie antérieure du corps), 2 ♀ (1 allotype auquel il manque le préœsophage et 1 paratype entier mais en mauvais état). Lot 130 PB (intestin).

DESCRIPTION

Mâles (mesures de l'holotype et, entre parenthèses, mesures chez le paratype).

Aspects généraux : Corps long de $4500\text{ }\mu\text{m}$, large de $56\text{ }\mu\text{m}$ (58) au niveau de la jonction œsophage-intestin, largeur maximum 56 (75). Anneau nerveux situé à $110\text{ }\mu\text{m}$ en arrière de l'apex (fig. 6A). Préœsophage long de $280\text{ }\mu\text{m}$. Œsophage total long de $3200\text{ }\mu\text{m}$.

Stichosome : Stichocytes disposés sur une seule rangée, nombre de stichocytes non déterminé. Chez l'holotype, stichocytes très étroits, présence d'un large espace vide autour des stichocytes, et muscles constricteurs des stichocytes bien visibles (fig. 6B, 6C). Cette particularité provient probablement de la fixation. Chez le paratype, largeur normale des stichocytes, mais l'avant manque. Dernier stichocyte (fig. 6C, 6D) long de $85\text{ }\mu\text{m}$ (85) et large de $35\text{ }\mu\text{m}$ (48).

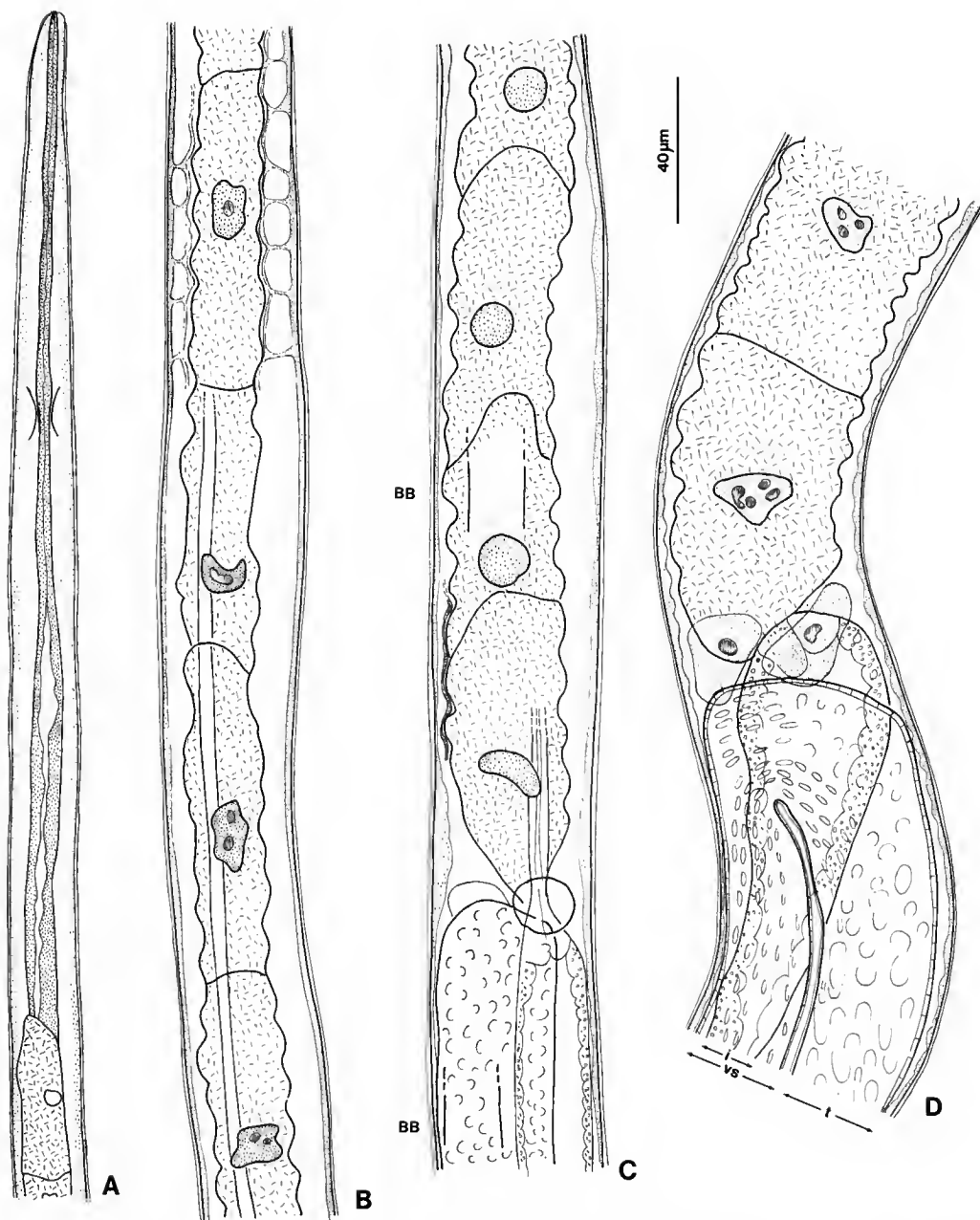


FIG. 6. — *Capillaria broseti* n. sp., ♂. A, holotype, vue latérale, extrémité antérieure du corps, anneau nerveux, préœsophage, premiers stichocytes; B, holotype, longs stichocytes, tiers postérieur du stichosome: muscles constricteurs des stichocytes représentés en haut; œsophage à l'intérieur des stichocytes représenté en bas; C, holotype, derniers stichocytes et jonction œsophage-intestin, muscles constricteurs des stichocytes partiellement représentés; D, paratype, derniers stichocytes et jonction œsophage-intestin. (Échelle 40 µm.)

Bandes bacillaires et stries cuticulaires : Deux bandes bacillaires latérales égales. Pores non visibles. Largeur maximale des bandes bacillaires $13\mu\text{m}$, au niveau de la jonction œsophage-intestin (fig. 6C, 8B); largeur $3\mu\text{m}$, au niveau du cloaque antéspiculaire (fig. 7A); largeur $5\mu\text{m}$, au niveau de l'extrémité antérieure du spicule (fig. 7B1); largeur $4\mu\text{m}$, au niveau de l'extrémité postérieure du corps (fig. 8D). Limite postérieure des bandes bien visible (fig. 8D); distance entre l'extrémité postérieure des bandes bacillaires et l'extrémité postérieure du corps $48\mu\text{m}$ (fig. 8D). Stries cuticulaires transversales bien visibles; espacement des stries $1,7\mu\text{m}$ au niveau de la jonction œsophage-intestin (fig. 8B). Les stries ne sont pas visibles au niveau de la bande bacillaire.

Appareil génital mâle : Extrémité antérieure du testicule au niveau de la jonction œsophage-intestin (fig. 6C, 6D). Extrémité postérieure du testicule au niveau de l'extrémité antérieure du canal éjaculateur. Canal déférent différencié en une vésicule séminale antérieure à paroi fine, continuée en arrière par un sphincter musculieux puis un canal éjaculateur postérieur à paroi apparemment glandulaire. La vésicule séminale commence $50\mu\text{m}$ en arrière de la jonction œsophage-intestin (fig. 6D). Longueur du sphincter musculieux $105\mu\text{m}$ (90). Longueur du canal éjaculateur $400\mu\text{m}$ (600), largeur $30\mu\text{m}$. Cloaque faisant suite au canal éjaculateur, à paroi musculieuse garnie intérieurement d'une cuticule épaisse et régulière (fig. 7B, 8A). La cuticule du cloaque s'amincit en avant de l'entrée du spicule; on a donc un cloaque antéspiculaire très peu cuticularisé (fig. 7A) et un cloaque postspiculaire très cuticularisé. Longueur du cloaque antéspiculaire $70\mu\text{m}$ (160) (fig. 7A). Chez le paratype, le spicule à son origine part vers l'avant sur $25\mu\text{m}$ puis revient en arrière (fig. 7A, 7B1); il est droit chez l'holotype (fig. 8A). Spicule (fig. 7A, 7B1, 8A) très fin, très peu sclérifié et peu visible, sans stries transversales. Largeur maximum du spicule $5-6\mu\text{m}$. Extrémité antérieure du spicule à peine élargie; extrémité postérieure s'amincissant progressivement jusqu'à devenir invisible (fig. 7B1). Longueur visible du spicule : $300\mu\text{m}$ ($180\mu\text{m}$). Spicule non sorti du corps chez les deux spécimens. Cirre inerme (fig. 7B2, 8B, 8E), sorti du corps chez les deux spécimens; longueur du cirre sorti ($130\mu\text{m}$). Insertion de la partie externe du cirre à partir de la cuticule du corps bien visible au niveau du cloaque (fig. 7B2). Spermatozoïdes allongés, longs de $5-7\mu\text{m}$ au niveau de l'extrémité postérieure de la vésicule séminale (fig. 8C). La jonction de l'intestin avec l'appareil génital n'a pas pu être observée, mais se situe au niveau du canal éjaculateur.

Extrémité caudale du corps (fig. 7B2, 8D, 8E) : Grande bourse membraneuse, haute de $35\mu\text{m}$, large de $45\mu\text{m}$ et longue de $60\mu\text{m}$. La bourse membraneuse est supportée par une expansion pulpeuse dorsale large, marquée à son extrémité postérieure par une incision médiane profonde de $10\mu\text{m}$ environ. L'expansion pulpeuse porte trois paires de papilles : une paire bien visible, en position ventrale, au niveau de l'extrémité antérieure de la bourse; une paire latérale externe, environ $10\mu\text{m}$ avant l'extrémité postérieure de l'expansion pulpeuse; une paire terminale, au niveau de l'extrémité de chacune des branches séparées par l'incision distale. Distance de l'orifice cloacal à l'extrémité postérieure du corps ($80\mu\text{m}$). Deux ailes latéro-ventrales, peu sclérifiées, très souples; longueur des ailes ($75\mu\text{m}$). Extrémité postérieure des ailes latérales postérieure à l'orifice cloacal, et située à $55\mu\text{m}$ de l'extrémité postérieure du corps.

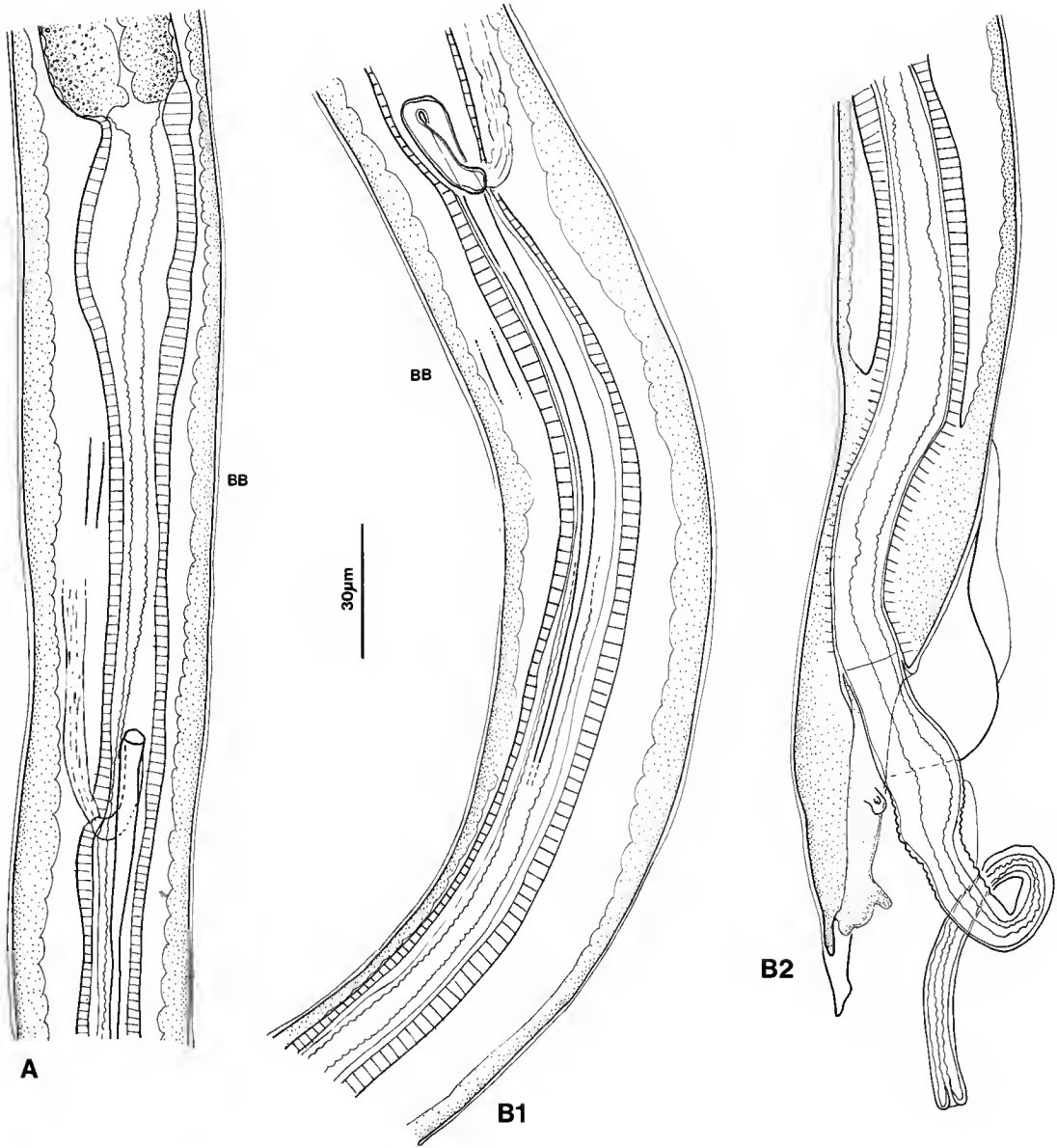


FIG. 7. — *Capillaria brosetti*, n. sp., ♂. A, paratype, vue latérale, cloaque antéspiculaire et extrémité antérieure du spicule; l'extrémité antérieure du spicule est repliée sur elle-même; B, paratype, vue latérale, dessin en deux morceaux B1 et B2, région postérieure du corps, cloaque postspiculaire; extrémité postérieure du corps représentée en coupe optique. (Échelle 30 µm.)

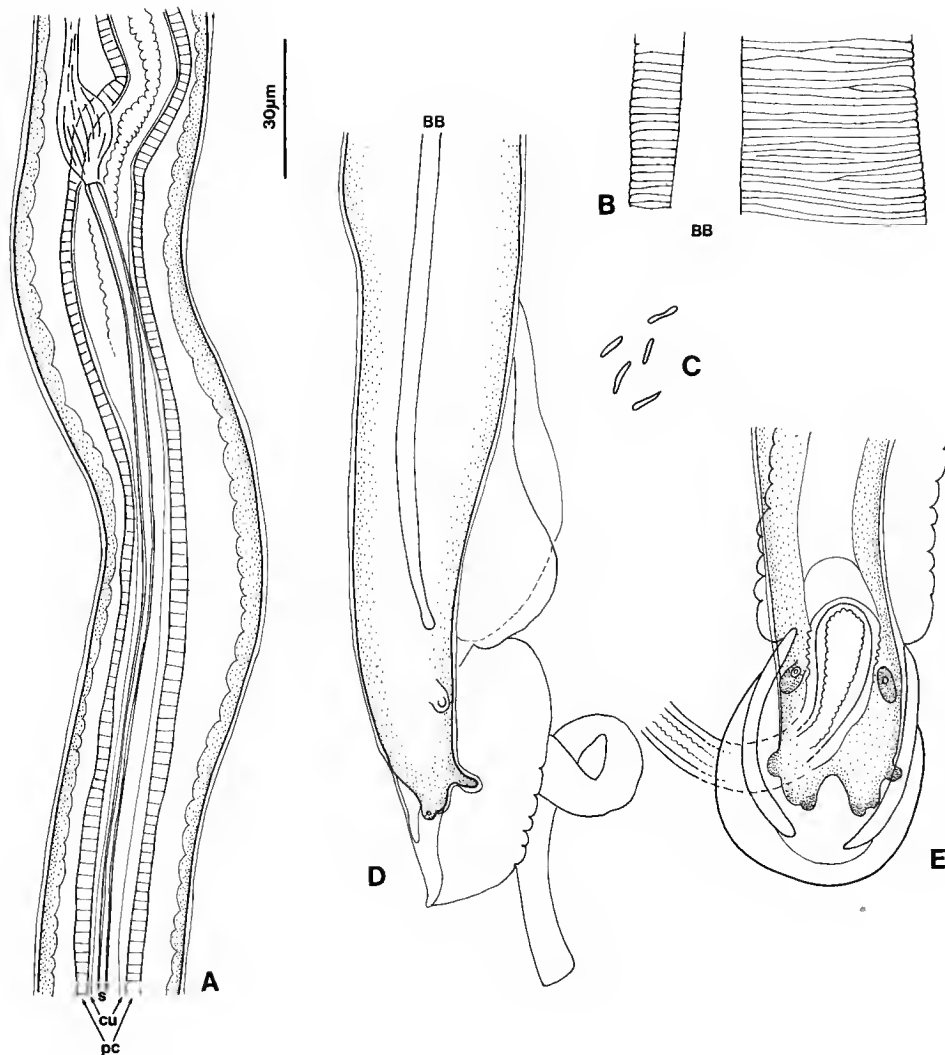


FIG. 8. — *Capillaria brosetti* n. sp., ♂. A, holotype, extrémité antérieure du spicule, non repliée; B, paratype, vue latérale, stries cuticulaires et bande bacillaire en arrière de la jonction œsophage-intestin; C, spermatozoïdes, dans la partie postérieure de la vésicule séminale; D, paratype, vue latérale, extrémité postérieure du corps, dessin des éléments latéraux; E, paratype, vue ventrale, extrémité postérieure du corps. (Échelle 30 µm.)

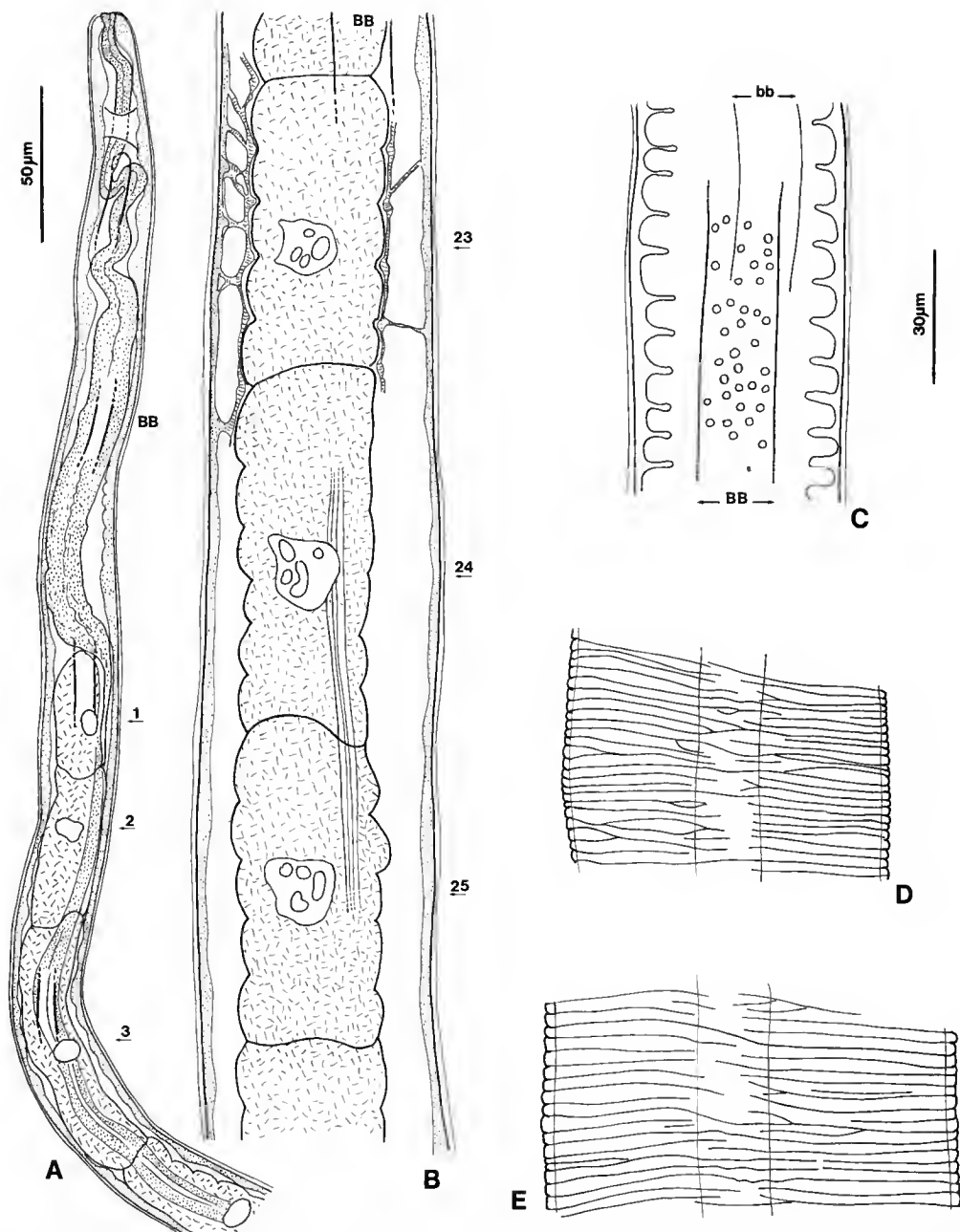


FIG. 9. — *Capillaria brooseti* n. sp. ♀. A, paratype, vue latérale, extrémité antérieure du corps, anneau nerveux, préœsophage, premiers stichocytes; B, allotype, longs stichocytes; muscles constricteurs des stichocytes représentés en haut; œsophage à l'intérieur des stichocytes représenté au milieu; C, paratype, vue latérale, bandes bacillaires au niveau du tiers postérieur du stichosome; les bandes bacillaires gauche et droite sont de largeur égale; D, allotype, vue latérale, stries cuticulaires transversales et bande bacillaire, 100 µm en arrière de la vulve; E, comme D, région la plus large du corps, 900 µm en avant de la queue. (A, échelle 50 µm; B-E, échelle 30 µm.)

Femelles (mesures de l'allotype et, entre parenthèses, mesures chez la femelle paratype)

Aspects généraux : Corps long de plus de 5700 μm chez l'allotype, chez lequel le préœsophage manque, (4800) chez le paratype, large de 58 μm au niveau de la vulve, large de 68 μm au niveau du dernier stichocyte, largeur maximale 95 μm (95). Anneau nerveux à (35) μm de l'apex (fig. 9A). Préœsophage long de (195) μm (fig. 9A). Œsophage total long de plus de 2200 μm (2000).

Stichosome : Stichocytes disposés sur une seule rangée, nombre de stichocytes au moins 39 (les premiers stichocytes manquent). Stichocytes plus longs que large à l'avant (fig. 9A, 9B), presque aussi larges que longs à l'arrière (fig. 10A). Chez l'allotype, les stichocytes de la région moyenne du stichosome sont très étroits et les muscles constricteurs des stichocytes sont bien visibles (fig. 9B). Dernier stichocyte long de 65 μm et large de 55 μm (fig. 10A). Plus long stichocyte, long de 80 μm et large de 30 μm .

Bandes bacillaires et stries cuticulaires : Deux bandes bacillaires latérales égales, pores visibles; largeur maximale des bandes 17 μm , pores disposés sur 4-5 rangées, au niveau de la région postérieure du stichosome (fig. 9C); largeur 15-16 μm au milieu et dans la région postérieure du corps (fig. 9D, 9E); largeur 11 μm au niveau de l'extrémité postérieure du corps (fig. 10C). Bandes bacillaires se terminant de manière bien visible aux deux extrémités du corps; distance des bandes à l'apex 40 μm (fig. 9A), distance des bandes à la queue 25 μm (fig. 10C). Stries cuticulaires transversales bien visibles, espacées en moyenne de 2,3 μm (fig. 9D, 9E). Les stries cuticulaires sont moins marquées, mais néanmoins visibles, au niveau des bandes bacillaires (fig. 9D, 9E).

Appareil génital femelle : Distance de la vulve à l'extrémité postérieure du stichosome courte : 40 μm . Présence d'un appendice vulvaire formé par un repli de la cuticule du corps (fig. 10A). Longueur de l'appendice vulvaire 20 μm (fig. 10A). Vagin vrai (*vagina vera*) à paroi musculieuse épaisse, long de 130 μm (fig. 10A). Vagin utérin (*vagina uterina*) à paroi épaisse (fig. 10A). Œufs présents dans le vagin utérin, disposés sur une ou plusieurs rangées. Œufs asymétriques, non embryonnés, à deux bouchons non saillants (fig. 10D). Longueur des œufs 48-50 μm (45); largeur 22-25 μm (28). Coque de l'œuf apparemment lisse.

Extrémité postérieure du corps : Rectum très court, 44 μm (55); extrémité postérieure de l'ovaire antérieure au rectum, située à 78 (85) μm de l'extrémité postérieure du corps (fig. 10B). Anus subterminal.

ÉTYMOLOGIE : L'espèce est dédiée à M. BROSSET, Directeur de la station de Makokou en 1977.

DISCUSSION

Cette espèce est caractérisée par une bourse caudale très grande, la présence d'une cuticule puissante dans le cloaque, un spicule très peu sclérifié et à peine visible. Elle se distingue très facilement des espèces à petite bourse (*C. chabaudi*, *C. landauae*) par ces caractères (tabl. I). Les bandes bacillaires présentent la caractéristique particulière d'avoir une interruption très nette à leurs extrémités.

Puisque nous avons trouvé mélangés les mâles et les femelles des deux espèces (*C. brosetti* et *C. landauae*) dans l'intestin de ce spécimen de Chiroptère, le choix des mâles et des femelles

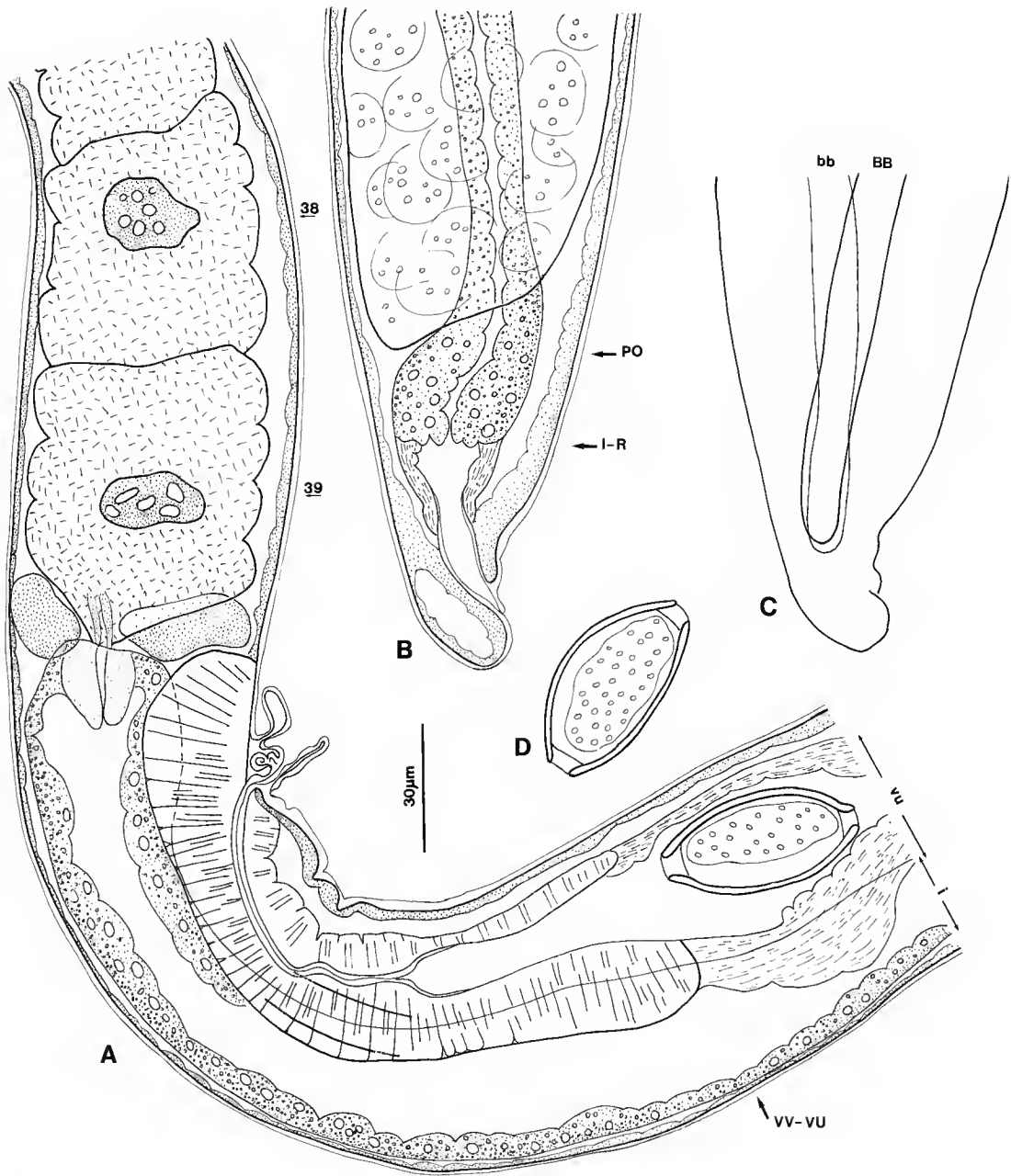


FIG. 10. — *Capillaria broseti* n. sp., ♀ allotype. A, vue latérale, région vulvaire; derniers stichocytes, vulve, vagin vrai et début du vagin utérin; B, vue latérale, extrémité postérieure du corps, coupe optique; C, comme B, vue des bandes bacillaires; D, œuf, coupe optique. (Échelle 30 µm.)

de chaque espèce demande une justification. Les caractères utilisés ont été la longueur du corps, l'aspect des bandes bacillaires, et le fait que nous avons trouvé un spécimen mâle et un spécimen femelle étroitement emmêlés, les deux appartenant à la même espèce (*C. brosetti*).

C. brosetti doit être comparé aux Capillariinae de chauves-souris qui possèdent aussi les caractères suivants : chez le mâle, présence de deux ailes latéro-caudales et d'une bourse membraneuse, cirre inerme, spicule de longueur proche de 300 μm ; chez la femelle, présence d'un appendice vulvaire. Ces espèces sont :

— *C. euryali* Ricci, 1949 (longueur du spicule 310-510 μm), de l'intestin de *Rhinolophus euryale* en Italie : les expansions pulpeuses de la bourse caudale ne sont pas représentées dans la description originale, ce qui ne permet pas de comparer avec *C. brosetti*, mais l'espèce peut être différenciée par la longueur de ses œufs (37-40 μm), nettement plus petits que chez *C. brosetti* ;

— *C. italica* Ricci, 1949 (longueur du spicule 320-372 μm), de l'intestin de *Myotis nattereri* en Italie : aucun dessin du mâle n'est donné dans la description originale, ce qui ne permet pas de comparaison ;

— *C. romana* Ricci, 1949 (longueur du spicule 380 μm), de l'intestin de *Rhinolophus euryale* en Italie : la description précise que le spicule est peu visible, comme chez *C. brosetti* ; l'extrémité postérieure de l'ovaire est éloignée de l'extrémité postérieure du corps, ce qui permet de différencier cette espèce de *C. brosetti*.

SKVORTSOV (1971) a redécrit les espèces de RICCI à partir de matériel de Moldavie (URSS) et a proposé des synonymies. Aucune des espèces de SKVORTSOV ne correspond à *C. brosetti* par la morphologie de sa bourse caudale et les dimensions.

C. pereirai Freitas et Lent, 1935 de Molossidae au Brésil (figures in FREITAS et LENT, 1936), est une espèce qui ressemble à *C. brosetti* par la présence de deux expansions pulpeuses très massives dans la bourse caudale, mais elle en diffère par la longueur du spicule (608 μm) et les stries transversales très visibles sur le spicule.

Comme le spicule de *C. brosetti* est presque invisible avec un microscope classique, il faut aussi comparer l'espèce aux Capillariinae de chauves-souris qui ont été décrits sans spicule et avec aussi un cirre inerme et des ailes latérales. Ces espèces sont :

— *C. pulchra* Freitas, 1934 sensu Lent, Freitas et Proença, 1946, de l'estomac de *Tadarida laticaudata* au Paraguay : la morphologie de la bourse caudale est différente de celle de *C. brosetti* ;

— *C. eubursata* (Skarbilovitsch, 1946), de diverses chauves-souris d'Europe : la bourse caudale est très différente de celle de *C. brosetti*, aussi bien dans la description originale que dans les redescriptions de ZDZITOWIECKI (1970), SKVORTSOV (1971), et RUTKOWSKA (1980) ;

— *C. miniopterae* Thomas, 1959, parasite de *Miniopterus blepotis* en Australie : l'appendice vulvaire est différent de celui de *C. brosetti*.

C. brosetti est donc différent de tous les Capillariinae décrits chez des Chiroptères.

Capillaria gabonensis n. sp.

(Fig. 11)

HÔTE : *Rhinolophus silvestris* Aellen, 1959 (Rhinolophidae).

LOCALISATION ANATOMIQUE : Intestin.

LOCALITÉ, DATE : Anciennes mines de fer, Belinga, Gabon, 23 juillet 1977.

MATÉRIEL EXAMINÉ : 1 ♂ holotype (à extrémité postérieure abîmée) et 2 ♀ paratypes. Lot 238 PB.

DESCRIPTION

Mâle

Aspects généraux : Corps long de 4000 μm , large de 44 μm au niveau de la jonction œsophage-intestin, largeur maximale 52 μm , œsophage long de 2250 μm , préœsophage long de 245 μm .

Stichosome : Nombre de stichocytes environ 45, en majorité plus courts que longs; dernier stichocyte long de 35 μm et large de 35 μm (fig. 11A).

Bandes bacillaires larges de 13 μm ; 3-4 rangées de pores bien visibles, au niveau de la région postérieure du stichosome (fig. 11A).

Appareil génital : Canal éjaculateur long de 540 μm . Sphincter de la vésicule séminale au canal éjaculateur long de 50 μm . Cloaque long de 350 μm . La paroi du cloaque est fortement cuticularisée (fig. 11B). Spicule non sclérifié, extrêmement peu visible, enroulé sur lui-même au niveau de la région antérieure du cloaque. Longueur du spicule non mesurable.

L'extrémité postérieure du corps est détériorée. On peut néanmoins observer la présence de deux ailes latéro-caudales peu sclérifiées, très souples, et d'une bourse caudale de grandes dimensions.

Femelles (mesures données pour les deux femelles)

Aspects généraux : Corps longs de 4650 et 3400 μm , largeur maximale 90 et 70 μm , largeur au niveau du dernier stichocyte 68 et 60 μm , largeur au niveau de la vulve 70 et 52 μm , œsophage long de 2050 et 1650 μm , préœsophage (fig. 11C) long de 270 μm , distance de l'anneau nerveux à l'apex 70 μm (fig. 11C).

Stichosome : Nombre de stichocytes environ 37, en majorité plus courts que longs (fig. 11D).

Bandes bacillaires larges de 18 μm ; 4-5 rangées de pores bien visibles, au niveau de la région postérieure du stichosome (fig. 11D).

Appareil génital femelle : Présence d'un appendice vulvaire formé par un repli de la cuticule du corps (fig. 11D). Distance de la vulve au dernier stichocyte 30 μm (fig. 11D). Œufs (fig. 11E) à coque lisse et bouchons non saillants, longueur 42-45 μm , largeur 20-21 μm .

• Extrémité postérieure du corps : Distance de l'ovaire à l'extrémité postérieure du corps 38 μm . Longueur du rectum 44 μm . Anus subterminal.

ÉTYMOLOGIE : Basée sur le pays d'origine, le Gabon.

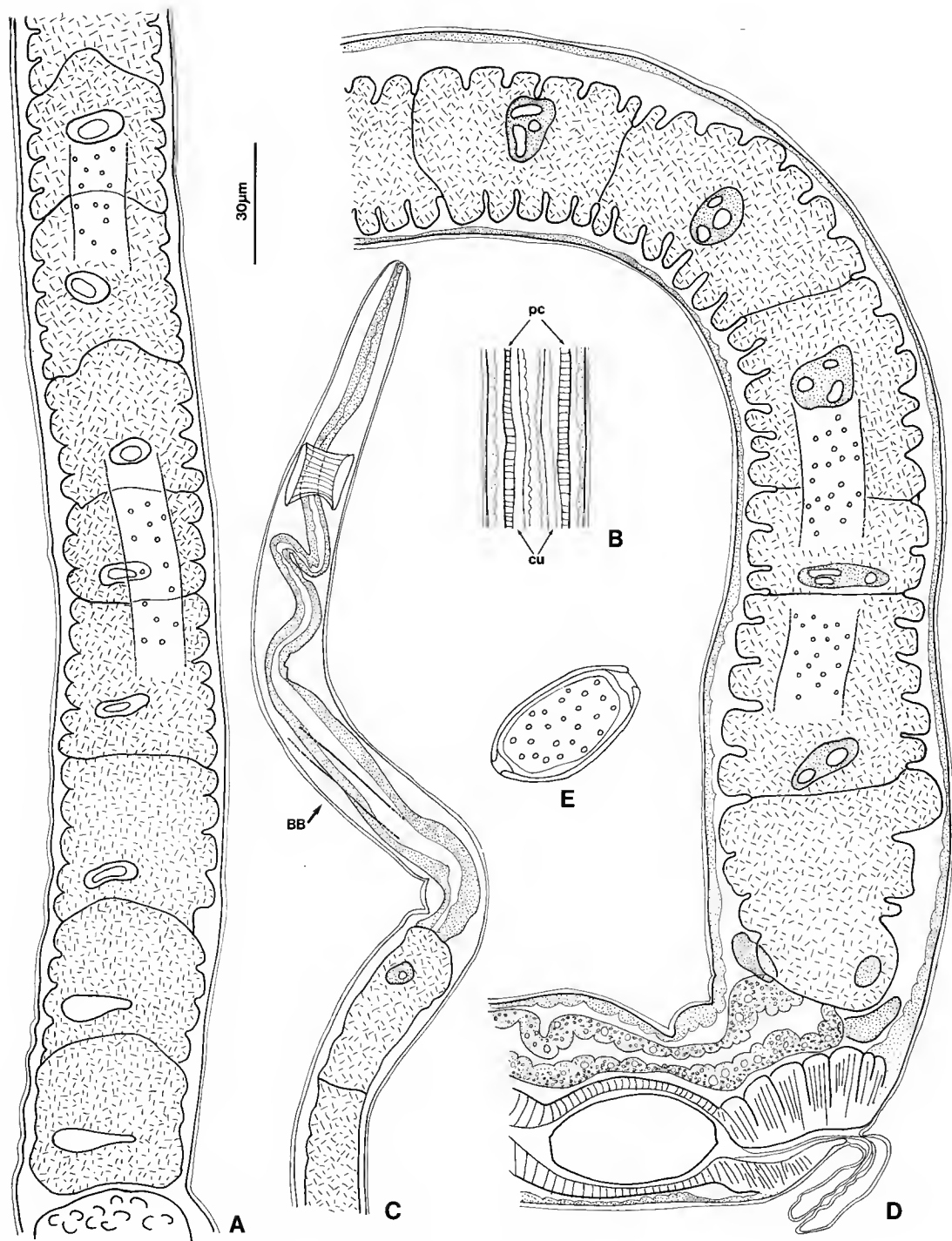


Fig. 11. — *Capillaria gabonensis* n. sp., A, ♂, vue latérale, région postérieure du stichosome; B, ♂, cloaque, coupe optique, à 100 µm de l'extrémité postérieure du corps; spicule non visible, cuticule puissante, décollée de la paroi du cloaque; C, ♀, vue latérale, extrémité antérieure du corps, anneau nerveux, préœsophage, premiers stichocytes; D, ♀, région vulvaire, derniers stichocytes, vulve, appendice vulvaire; E, œuf, coupe optique. (Échelle 30 µm.)

DISCUSSION

Capillaria gabonensis se distingue aisément de *C. chabaudi* Justine, 1989, trouvé dans l'estomac du même spécimen par ses dimensions très inférieures et la morphologie du stichosome, composé de stichocytes très courts alors que *C. chabaudi* a des stichocytes tous plus longs que larges (tabl. I).

La présence d'une cuticule épaisse dans le cloaque, les ailes latérales souples et fines, la grande bourse caudale font que cette espèce paraît très proche de *C. brosetti*; malheureusement, le mauvais état du matériel ne permet pas de comparer les bourses caudales. La morphologie des stichocytes paraît néanmoins différente de celle de *C. brosetti*, et les œufs sont plus petits que ceux de *C. brosetti*. Pour cette raison, un nom d'espèce est attribué à ces spécimens; l'examen de matériel plus abondant permettrait de déterminer si cette espèce est synonyme de *C. brosetti*.

***Capillaria magnova* n. sp.**

(Fig. 12-13)

HÔTE : *Miniopterus inflatus* Thomas, 1903 (Vespertilionidae).

LOCALISATION ANATOMIQUE : Estomac.

LOCALITÉ : Grotte du Faucon, Belinga, Gabon, 25 juillet 1977.

MATÉRIEL EXAMINÉ : 1 ♀ holotype, 2 ♀ paratypes, 2 fragments de femelles, pas de mâle. Lot 252 PB.

DESCRIPTION

Femelles (mesures de l'holotype et, entre parenthèses, mesures chez les deux paratypes)

Aspects généraux : Corps long de 10100 μm (8400, 9500), large de 46 μm (48) au niveau de la vulve, large de 52 μm (47) au niveau du dernier stichocyte, largeur maximale 46 μm (48). Anneau nerveux à 45 μm de l'apex (fig. 12A). Præœsophage formant des ondulations (fig. 12A) long de 170 μm (290, 240). Œsophage total long de 3200 μm (3000, 2500).

Stichosome : Stichocytes disposés sur une seule rangée, nombre de stichocytes 39 (42). Stichocytes allongés, plus longs que larges. Plus long stichocyte (le 29^e chez l'holotype) long de 115 μm et large de 35 μm (fig. 12B). Dernier stichocyte long de 80 μm et large de 42 μm .

Bandes bacillaires et stries cuticulaires : Deux bandes bacillaires latérales, largeur maximale 20 μm , 4-5 rangées de pores petits, au niveau des derniers stichocytes (fig. 12B, 12C); largeur 12 μm (fig. 13B) au niveau de l'extrémité postérieure du corps. Stries cuticulaires espacées de 1,7 μm en arrière de la vulve, et de 1,5 μm au niveau de l'extrémité postérieure du corps (fig. 13C).

Appareil génital femelle : Distance de l'extrémité de l'œsophage à la vulve courte : 40 μm (25). Présence d'un appendice vulvaire formé par un repli de la cuticule du corps (fig. 12D, 13A). Longueur de l'appendice vulvaire 20-50 μm (fig. 12D, 13A). Œufs présents dans le vagin

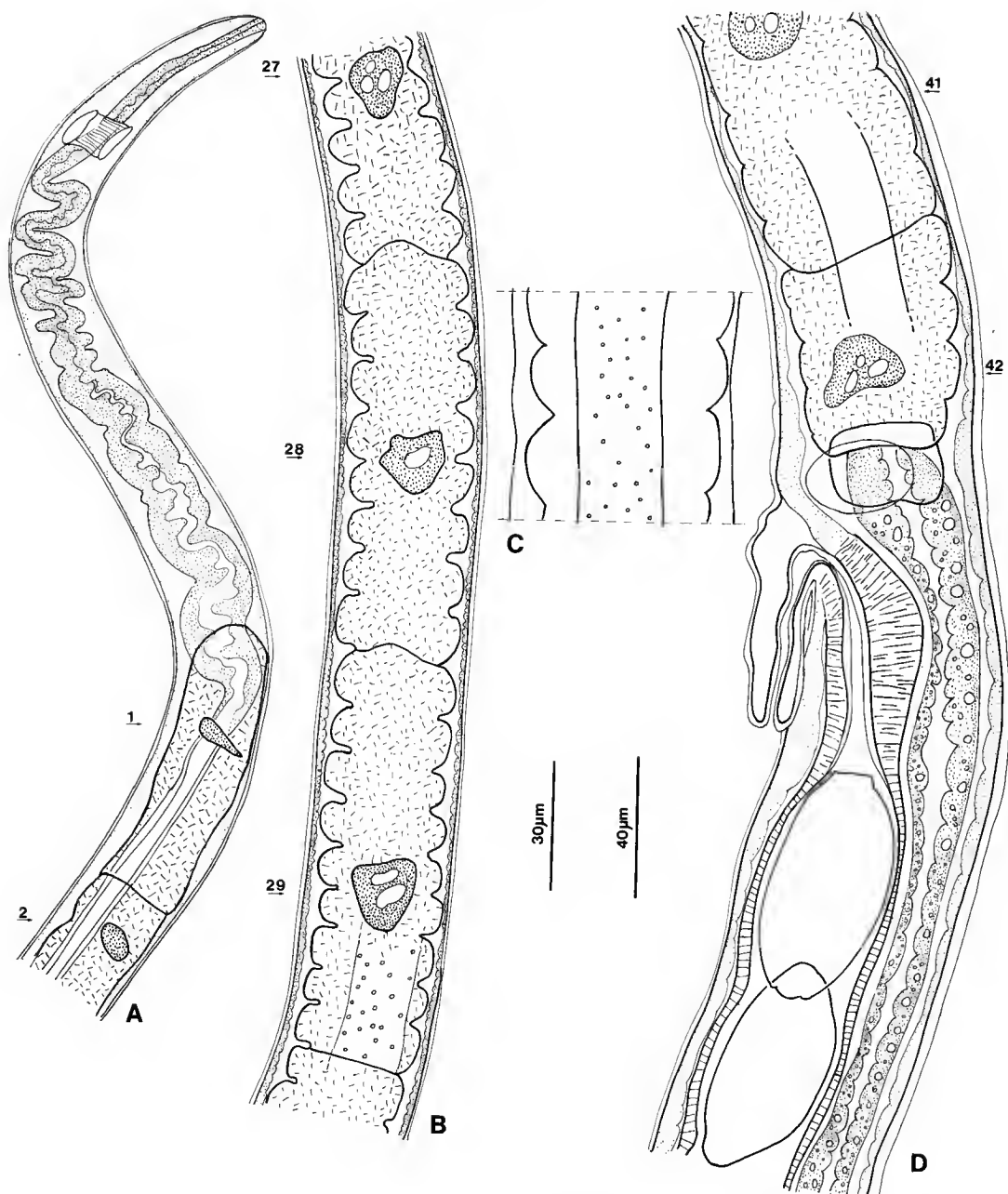


FIG. 12. — *Capillaria magnova*, n. sp. ♀. A, holotype, vue latérale, extrémité antérieure du corps, anneau nerveux, préœsophage, premiers stichocytes; B, holotype, vue latérale, les plus longs stichocytes; C, paratype, vue latérale, bande latérale et pores au niveau de l'avant-dernier stichocyte; D, paratype, vue latérale, région vulvaire, derniers stichocytes, appendice vulvaire. (A, C, D, échelle 30 µm; B, échelle 40 µm.)

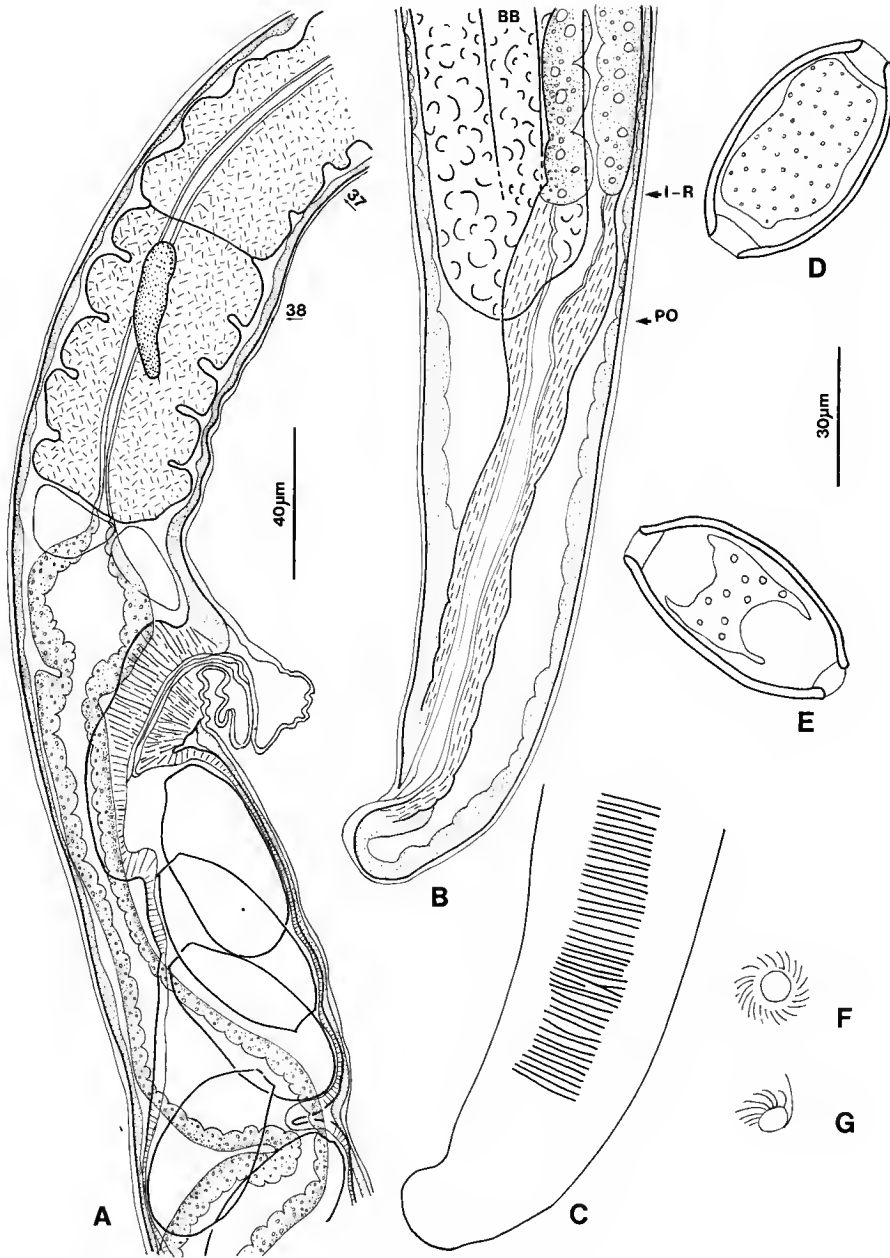


FIG. 13. — *Capillaria magnova*, n. sp. ♀. A, holotype, vue latérale, région vulvaire, derniers stichocytes, appendice vulvaire; B, holotype, vue latérale, coupe optique, extrémité postérieure du corps; C, comme B, vue de surface des stries cuticulaires transversales; D, E, œufs, paratype, coupe optique; F, œuf, holotype, vue de face du pôle avec stries en spirale; G, comme F, vue oblique du pôle de l'œuf. (A, échelle 40 µm; B-G, échelle 30 µm.)

utérin, disposés sur une ou plusieurs rangées. Œufs asymétriques, non embryonnés, à deux bouchons non saillants (fig. 13D, 13E). Longueur des œufs 52-54 μm , largeur 27-30 μm . Stries superficielles fines, en spirale, visibles autour des pôles des œufs en vue polaire (fig. 13F, 13G).

Extrémité postérieure du corps : Rectum long, 140 μm . Extrémité postérieure de l'ovaire postérieure au rectum, située à 125 μm de l'extrémité postérieure du corps (fig. 13B). Anus subterminal.

ÉTYMOLOGIE : De l'adjectif *magnus*, grand, et du substantif pluriel *ova*, œufs ; fait référence aux dimensions relativement importantes des œufs.

TABLEAU I. — Comparaison des espèces de *Capillaria* parasites de chiroptères du Gabon.

	<i>C. chabaudi</i>	<i>C. landauae</i>	<i>C. brosetti</i>	<i>C. gabonensis</i>	<i>C. magnova</i>
Hôte	<i>R. silvestris</i>	<i>R. landeri</i>	<i>R. landeri</i>	<i>R. silvestris</i>	<i>M. inflatus</i>
Localisation	estomac	intestin estomac	intestin	intestin	intestin
Bourse caudale	petite	petite	grande	grande	—
Spicule	bien visible	bien visible	peu visible	peu visible	—
Surface	lisse	strié transv.			
Longueur (μm)	665-840	650	300	???	
Stichocytes postérieurs chez le mâle	longs		longs	courts	—
Cuticule du cloaque	fine	fine	épaisse	épaisse	—
Prolongement fibreux de l'ovaire	absent	présent	absent	absent	absent
Bande bacillaire ventrale chez la femelle	absente	présente	absente	absente	absente
Œufs : Longueur (μm)	48-50	44-50	48-50	42-45	52-54
Largeur (μm)	22-25	23-28	22-25	20-21	27-30
Surface	lisse	lisse	lisse	lisse	stries polaires
Longueur du mâle (mm)	5,5-6,6	5,6	4,5	4,0	—
Longueur de la femelle (mm)	7,3-9,2	7,2-8,2 (intestin) 10,5-11,2 (estomac)	4,8-5,7	3,4-4,65	8,4-10,1

DISCUSSION

Bien que le mâle ne nous soit pas connu, cette espèce se différencie facilement des autres espèces parasites de chauves-souris au Gabon par les dimensions de ses œufs, supérieures à celles des œufs de toutes les autres espèces (tabl. I).

Quelques espèces de Capillariinae de chauves-souris ont des dimensions d'œufs comparables à celles de *C. magnova*. Comme aucune de ces espèces n'est africaine, l'identité de *C. magnova* peut néanmoins être basée sur l'éloignement géographique. *C. miniopterae* Thomas, 1959, qui est parasite aussi d'un *Miniopterus* (*M. blepotis*) en Australie, a des œufs de

dimensions comparables à celle de *C. magnova* ($50 \times 25 \mu\text{m}$) mais l'appendice vulvaire de la femelle semble très différent.

Pour ces raisons, un nom d'espèce est attribué à ce matériel, en attendant la récolte de mâles.

DISCUSSION GÉNÉRALE

La description de *C. broseti* met en relief un point délicat de la systématique générique des Capillariinae, qui est l'absence de spicule et la validité du genre *Skrjabinocapillaria*.

Le genre *Skrjabinocapillaria* a été créé par SKARBILOVITSCH (1946) pour l'espèce *S. eubursata*, parasite de chiroptères d'URSS. La description originale indique que le spicule est absent. KHALIL (1977) a proposé une clé des espèces de « *Skrjabinocapillaria* », identifiées sur le seul caractère de l'absence du spicule. SPRATT (1982) a étudié divers spécimens de *S. eubursata* (mais pas les spécimens types), a observé un spicule peu sclérifié chez ces spécimens et a donc conclu à l'identité du genre *Skrjabinocapillaria* avec *Capillaria*. MORAVEC (1982) considère aussi comme douteuse l'absence de spicule chez « *Skrjabinocapillaria* ». ANDERSON et BAIN (1982) mettent en synonymie *Skrjabinocapillaria* avec *Capillaria*. RAINA et RAINA (1985) ont observé des *Capillaria* à spicule très faiblement sclérifié et aussi conclu à cette synonymie générique.

Le spicule chez *C. broseti* est distingué difficilement avec un microscope muni du contraste interférentiel de Nomarski et est pratiquement invisible avec un microscope à fond clair normal. Chez *C. gabonensis*, le spicule est replié sur lui-même dans la portion antérieure du cloaque et peut à peine être distingué, même avec un microscope à contraste de Nomarski. Il est donc tout à fait vraisemblable que le spicule soit très faiblement sclérifié chez *C. eubursata*, comme chez ces espèces, et non visible avec un microscope sans contraste interférentiel de Nomarski.

Plusieurs de ces espèces de *Capillaria* à spicule très peu sclérifié se trouvent chez les chauves-souris : *C. eubursata*, *C. pulchra* Freitas, 1934 sensu Lent, Freitas et Proença, 1946, *C. miniopterae* Thomas, 1959, *C. broseti* n. sp., et *C. gabonensis* n. sp. Ce fait peut être attribué en partie à la petite dimension de ces espèces, en rapport avec la petitesse des appareils digestifs de leurs hôtes.

Le genre *Skrjabinocapillaria* doit donc probablement être mis en synonymie avec *Capillaria*. MAS-COMA et ESTEBAN (1985) ont affirmé que l'identité du genre *Skrjabinocapillaria* ne doit pas être basée sur ce caractère du spicule, qu'il soit absent ou non, mais sur la morphologie de la bourse caudale. La morphologie de la bourse caudale de *C. eubursata* n'étant pas exceptionnelle, ce caractère ne tient pas.

LOMAKIN et ROMASHOV (1987) ont proposé une nouvelle subdivision des Capillariidae, incluant en particulier la sous-famille *Skrjabinocapillariinae* n. subfam. Cette sous-famille est basée sur l'absence de spicule. La validité de cette nouvelle sous-famille dépend de la validité du genre *Skrjabinocapillaria*, et apparaît donc douteuse.

Remerciements

M. WANG nous a fourni une traduction d'une partie de son article en Chinois.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANCAUX DE FAVAU, M., 1984. — Les parasites des Chiroptères du continent africain. *Annls Mus. r. Afr. cent.*, Tervuren, **244** : 1-92.
- ANDERSON, R. C., et O. BAIN, 1982. — No. 9. Keys to genera of the superfamilies Rhabditoidea, Dioctophymatoidea, Trichinelloidea and Muspiceoidea. In : C.I.H. Keys to nematode parasites of Vertebrates (R. C. ANDERSON, A. G. CHABAUD et S. WILLMOTT, eds.), C. A. B., Farnham Royal, 1-26.
- BENEDEN, P. J., 1973. — Les parasites des chauves-souris de Belgique. *Mém. Acad. r. Belg. Cl. Sci.*, **40** : 1-42.
- CABALLERO, E., 1942. — Descripción de la segunda especie de *Capillaria* encontrada en los murciélagos de America del Norte. III. (Nematoda : Trichuridae). *An. Inst. Biol. Univ. Méx.*, **13** : 649-654.
- FREITAS, J. F. TEIXEIRA DE, 1934. — Sobre as especies do genero *Capillaria* Zeder, 1800, parasitas de morcegos. *Mems Inst. Oswaldo Cruz*, **28** : 239-245.
- FREITAS, J. F. TEIXEIRA DE, et H. LENT, 1935. — Nota prévia duas novas especies do genero *Capillaria* (Nematoda), e referencia a novos hospedadores de helminthos conhecidos. *Revta Med.-cirurg. Braz.*, **43** : 701-703.
- FREITAS, J. F. TEIXEIRA DE, et H. LENT, 1936. — Estudo sobre os Capillariinae parasitos de mamíferos (Nematoda : Trichuroidea). *Mems Inst. Oswaldo Cruz*, **31** : 85-160.
- JUSTINE, J.-L., 1989. — Une nouvelle espèce de *Capillaria* (Nematoda, Capillariinae) parasite de chauve-souris (Mammalia, Chiroptera) du Gabon. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **11**, section A, (2) : 333-347.
- LENT, H., J. F. TEIXEIRA DE FREITAS, et C. PROENÇA, 1946. — Algunos Nemátodos de Murciélagos coleccionados en el Paraguay. *Revta bras. Biol.*, **6** : 485-497.
- LOMAKIN, V. V., et B. V. ROMASHOV, 1987. — [Analyse morphologique et phylogénie des Nématodes de la famille Capillariidae Railliet, 1915]. In SONIN, M. D., (ed.) [Morphologie, taxonomie et écologie des helminthes des animaux et des végétaux], *Trudj Gel'nint. Lab.*, Moscou, **15** : 87-95 (en russe).
- MAS-COMA, S., et J. G. ESTEBAN, 1985. — *Tenoranema alcoveri* g. n., sp. n. (Trichuridae : Capillariinae), a new nematode parasitizing *Elionys quercinus* (Rodentia : Gliridae). *Folia parasit.*, Praha, **32** : 35-42.
- MÉSZARÓS, F., 1973. — Parasitic Nematodes of Bats in Vietnam. I. *Parasit. Hung.*, **6** : 149-167.
- MORAVEC, F., 1982. — Proposal of a new systematic arrangement of Nematodes of the family Capillariidae. *Folia parasit.*, Praha, **29** : 119-132.
- RAINA, M. K., et R. K. KAUL, 1982. — On a new species of *Capillaria* (Nematoda) from a bat in Kashmir. *Angew. Parasit.*, **23** : 28-31.
- RAINA, M. K., et P. RAINA, 1985. — On two capillariid nematodes from shrew in Kashmir with a note on the synonymy of *Skrjabinocapillaria* Skarbilovitsch, 1946. *Indian J. Helminth.*, **37** : 109-115.
- RICCI, M., 1949. — Nuove Capillarie (Capillariinae, Nematoda) in chiropteri italiani. *Riv. Parassit.*, **10** : 187-196.
- RUTKOWSKA, M. A., 1980. — The helminthofauna of bats (Chiroptera) from Cuba. I. A review of nematodes and acanthocephalans. *Acta parasit. pol.*, **26** : 153-186.
- SKARBILOVITSCH, T. S., 1946. — [Contribution à l'étude de l'helminthofaune des chiroptères d'URSS]. In : *Gelmintologitscheskii Sbornik, psvyaschennyy akademiku K. I. Skrbjabinu*, Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR, Moscou et Leningrad, 235-244 (en russe).

- SKVORTSOV, V. G., 1971. — [Nématodes de chauves-souris de Moldavie (Note préliminaire)]. *Parazity zhivotnykh i rastenii*, Kishinev, **6** : 52-63 (en russe).
- SPRATT, D. M., 1982. — *Anartichosoma haycocki* sp. n. (Nematoda : Trichuridae) from the paracloacal glands of *Antechinus* spp., with notes on *Skrjabinocapillaria* Skarbilovitsch. *Annals Parasit. hum. comp.*, **57** : 63-71.
- THOMAS, P. M., 1959. — Some nematode parasites from australian hosts. *Trans. R. Soc. S. Aust.*, **82** : 151-162.
- WANG, P.-Q., 1982. — [Studies on Nematodes of the family Capillariidae from Fujian]. *Acta Zootaxou. sinica*, **7** : 117-126 (en chinois, résumé anglais).
- YAMAGUTI, S., 1941. — Studies on the Helminth Fauna of Japan. Part 35. Mammalian Nematodes, II. *Jap. J. Zool.*, **9** : 409-439.
- ZDZITOWIECKI, K., 1970. — Helminths of bats in Poland. IV. Nematodes. *Acta parasit. pol.*, **18** : 255-265.

Deux nouveaux Nématodes Cosmocercidae parasites des escargots terrestres : *Cepaea nemoralis* L. et *Cepaea hortensis* Müller

par Serge MORAND

Résumé. — Deux nouvelles espèces de Nématodes Cosmocercidae parasites de l'appareil génital d'escargots Helicidae terrestres sont décrits. *Nemhelix lamottei* n. sp., parasite de *Cepaea nemoralis* Linné, se distingue des autres espèces du genre par une ouverture buccale triangulaire et une queue des femelles se terminant en forme d'ampoule. *Nemhelix ludesensis* n. sp., parasite de *Cepaea hortensis* Müller, possède une ouverture buccale arrondie, comme chez *Nemhelix bakeri*, mais les ailes latérales se terminent postérieurement à l'anus chez les femelles.

Abstract. — Two new species of Nematodes parasiting the genital tract of terrestrial snails (Helicidae) are described. *Nemhelix lamottei* n. sp., parasite of *Cepaea nemoralis* Linné, can be distinguished from the other species of the genus by a sub-triangular oral opening and a like-ampulla tip of the female tail. *Nemhelix ludesensis* n. sp., parasite of *Cepaea hortensis* Müller, has a round oral opening, like *Nemhelix bakeri* Morand et Petter, but lateral alae of the female are inserted behind the anus.

S. MORAND, Laboratoire de Zoologie et d'Écophysiologie (L.A. INRA) de l'Université de Rennes, av. Gl. Leclerc, 35042 Rennes cedex, France, et Laboratoire des Vers (L.A. CNRS), Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05, France.

Des escargots *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis* ont été trouvés parasités par des Nématodes qui appartiennent au genre *Nemhelix* Morand et Petter, 1986. Ce dernier comprenait, jusqu'à présent, l'unique espèce *N. bakeri* parasite de l'appareil génital de *Helix aspersa* Müller (MORAND et PETTER, 1986). Le cycle évolutif de *N. bakeri*, que nous avons décrit dans un précédent travail (MORAND, 1988), se déroule entièrement dans l'appareil génital de l'escargot. Le parasite se transmet uniquement lors des phases d'accouplement des Mollusques, les Nématodes étant incorporés dans les spermatophores échangés par les partenaires. Un tel mode de transmission sans aucun passage dans le milieu extérieur est un cas exceptionnel chez les parasites et on peut s'attendre à des phénomènes de spéciation originaux.

Les Nématodes, récoltés également dans l'appareil génital des deux espèces hôtes, présentent des différences morphologiques qui semblent nécessiter la création de deux espèces : *Nemhelix lamottei* n. sp. chez *Cepaea nemoralis* et *Nemhelix ludesensis* n. sp. chez *Cepaea hortensis*.

Nemhelix lamottei n. sp.

(Fig. 1 et 2)

MATÉRIEL-TYPE : 1 ♂ holotype, 1 ♀ allotype, 3 ♂ paratypes, n° MNHN 152 BC.

HÔTE : *Cepaea nemoralis* Linné, 1758.

LOCALISATION : Appareil génital.

LOCALITÉ : Rennes (Ille-et-Vilaine).

ÉTYMOLOGIE : En hommage au Pr. M. LAMOTTE et à ses recherches sur l'escargot *Cepaea nemoralis*.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Caractères généraux : Petit Nématode aminci aux deux extrémités, à queue longue effilée chez les mâles et élargie en forme d'ampoule chez les femelles. Étroites ailes latérales présentes chez les deux sexes. Ouverture buccale sub-triangulaire, sans lèvres; six papilles labiales internes de petite taille entourant l'ouverture buccale; quatre papilles labiales externes et quatre papilles céphaliques groupées deux par deux sur quatre tubercules submédians; amphides petites. Petite cavité buccale à paroi interne légèrement sclérotisée. Œsophage composé d'une courte portion pharyngienne, d'un corpus allongé, prolongé par un isthme peu marqué et par un bulbe valvulé; l'œsophage forme antérieurement trois lobes saillants dans la cavité buccale.

Description du mâle : 14 paires de papilles caudales (y compris les phasmides) et une papille impaire sur la lèvre supérieure du cloaque : six paires précloacales subventrales et huit paires postcloacales dont quatre paires subventrales, une paire latérale (les phasmides) et trois paires subdorsales. Deux spicules égaux minces et arqués, gubernaculum triangulaire.

Mensurations du mâle holotype : Longueur 3100 µm; largeur maximale 70 µm; longueur de l'œsophage 300 µm (portion pharyngienne 20 µm; corpus 250 µm; isthme + bulbe 50 µm); diamètre du corpus 30 µm; diamètre du bulbe 40 µm; distance extrémité antérieure-anneau nerveux 180 µm; distance extrémité antérieure-pore excréteur 230 µm; distance extrémité antérieure-début des ailes latérales 10 µm; distance extrémité postérieure-fin des ailes latérales 360 µm; queue 240 µm; distance extrémité postérieure-phasmides 120 µm; largeur maximale des ailes latérales 5 µm; longueur des spicules 210 µm; longueur du gubernaculum 60 µm.

Description de la femelle : Vulve au voisinage du milieu du corps; ovéjecteur court dirigé antérieurement puis recourbé en crosse vers l'arrière; appareil génital amphidelphique; ailes latérales se terminant postérieurement à l'anus. Les femelles sont ovovivipares, les utérus contiennent des œufs à coque fine (55 × 40 µm) et des larves.

Mensurations de la femelle allotype : Longueur 4500 µm; largeur 130 µm; longueur de l'œsophage 330 µm (portion pharyngienne 25 µm; corpus 270 µm; isthme + bulbe 60 µm); diamètre du corpus 25 µm; diamètre du bulbe 50 µm; distance extrémité antérieure-anneau nerveux 175 µm; distance extrémité antérieure-pore excréteur 250 µm; distance extrémité

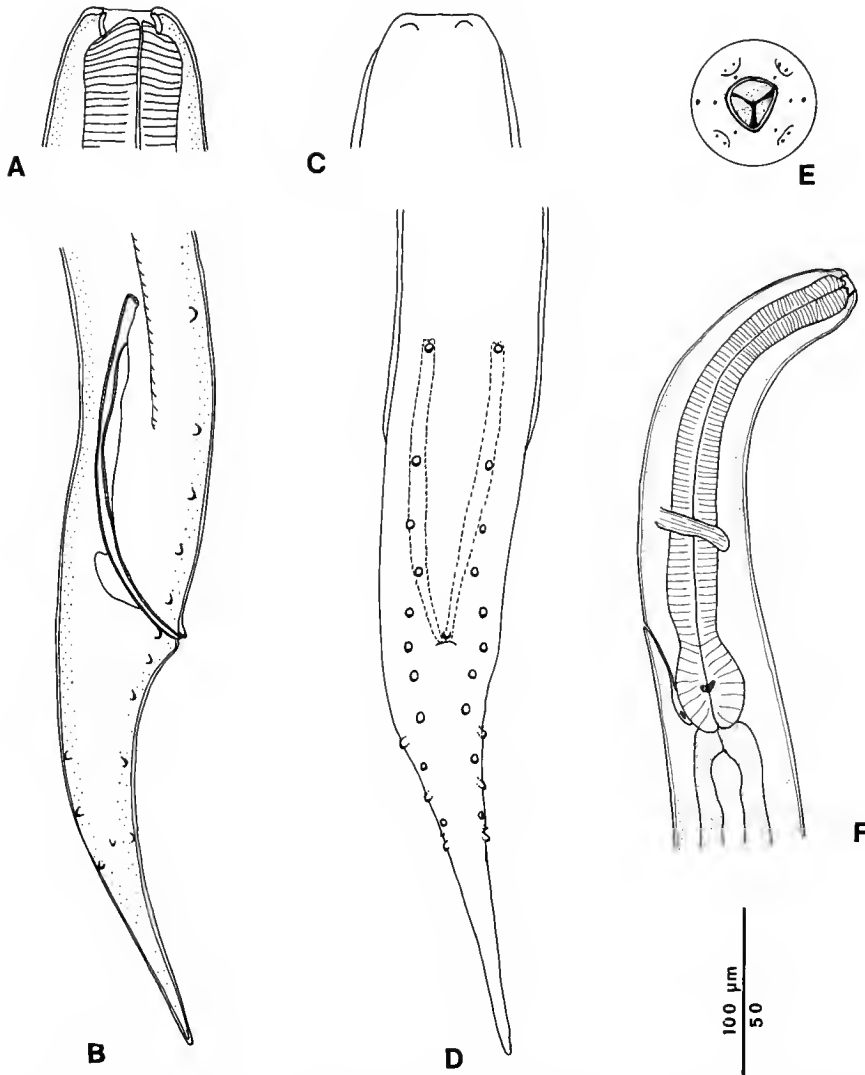


FIG. 1. — *Nemhelix lamottei* n. sp. ♂ : A, extrémité céphalique, vue médiane profonde; B, extrémité caudale, vue latérale; C, extrémité céphalique, vue ventrale superficielle; D, extrémité caudale, vue ventrale; E, extrémité céphalique, vue apicale; F, extrémité antérieure, vue latérale. (Échelle : 50 μ m : A, C, E; 100 μ m : B, D, F.)

antérieure-vulve 2400 μ m; distance extrémité antérieure-début des ailes 10 μ m; distance extrémité postérieure-fin des ailes 370 μ m; longueur de la queue 570 μ m; distance extrémité postérieure-phasme 180 μ m; largeur maximale des ailes caudales 5 μ m.

Variations chez les paratypes mâles : Longueur 3650-4250 μ m; longueur de l'œsophage 320-350 μ m; longueur de la queue 240-300 μ m; longueur des spicules 220-240 μ m.

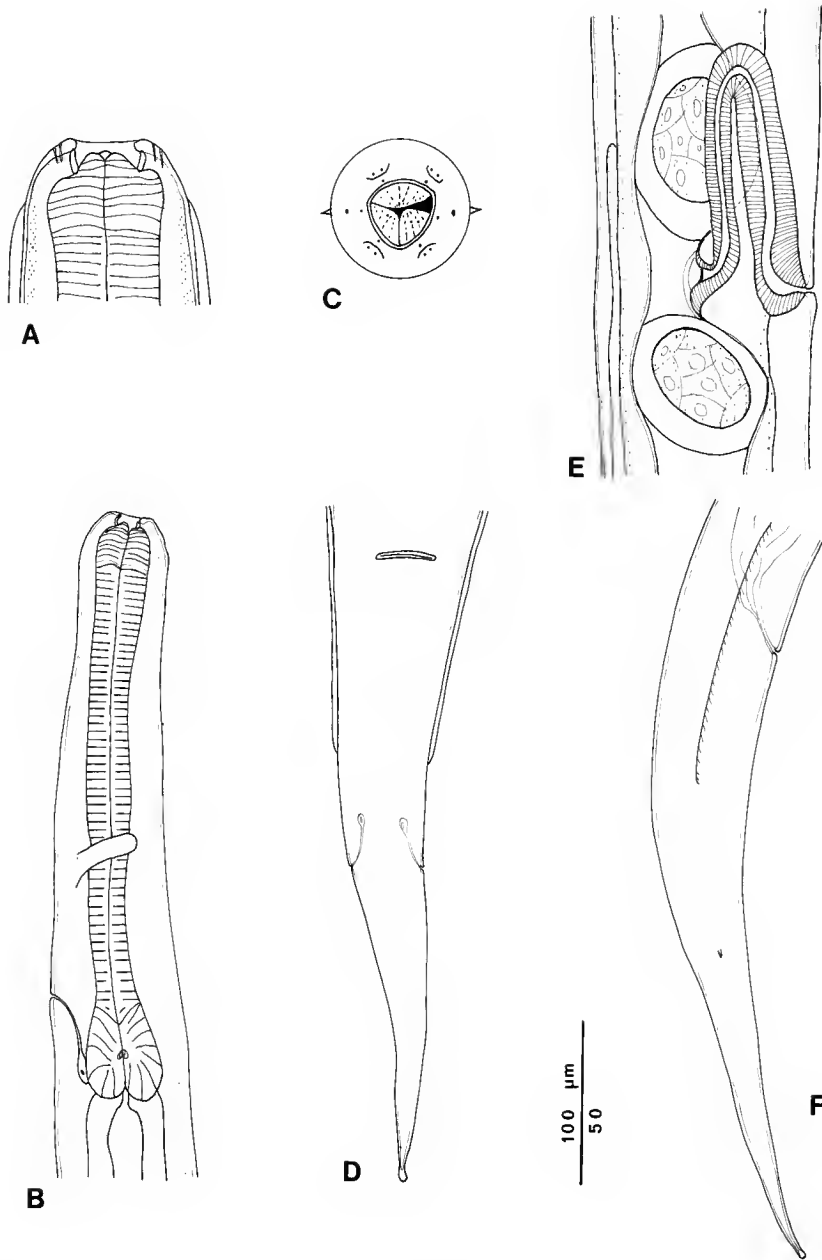


FIG. 2. — *Nemhelix lamottei* n. sp. ♀ : A, extrémité céphalique, vue ventrale profonde; B, extrémité antérieure, vue latérale; C, extrémité céphalique, vue apicale; D, extrémité caudale, vue ventrale; E, région vulvaire; F, extrémité caudale, vue latérale. (Échelle : 50 μm : A, C, E; 100 μm : B, D, F.)

Nemhelix ludesensis n. sp.

(Fig. 3)

MATÉRIEL-TYPE : 1 ♂ holotype, 1 ♀ allotype n° MNHN 295 BC; 1 ♀ paratype n° MNHN 296 BC.

HÔTE : *Cepaea hortensis* Müller, 1774.

LOCALISATION : Appareil génital.

LOCALITÉ : Ludes (Marne).

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Caractères généraux : Petit Nématode aminci aux deux extrémités, à queue longue et effilée chez les mâles et dont l'extrémité n'est pas élargie en forme d'ampoule chez les femelles. Étroites ailes latérales présentes chez les deux sexes. Ouverture buccale arrondie, sans lèvres; six papilles labiales internes de petite taille entourant l'ouverture buccale; quatre papilles labiales externes et quatre papilles céphaliques groupées deux par deux sur quatre tubercules submédians; amphides petites. Petite cavité buccale à paroi interne légèrement sclérotisée. Œsophage composé d'une courte portion pharyngienne, d'un corpus allongé prolongé par un bulbe valvulé; l'œsophage forme antérieurement trois lobes saillants dans la cavité buccale.

Description du mâle : 15 paires de papilles caudales (y compris les phasmides) et une papille impaire sur la lèvre supérieure du cloaque : sept paires précloacales subventrales et huit paires postcloacales dont quatre paires subventrales, une paire latérale (les phasmides) et trois paires subdorsales. Deux spicules égaux minces et arqués, gubernaculum triangulaire.

Mensurations de l'holotype mâle : Longueur 3375 µm; largeur 100 µm; longueur de l'œsophage 330 µm (isthme + bulbe 65 µm); diamètre du bulbe 45 µm; distance extrémité antérieure-anneau nerveux 190 µm; distance extrémité antérieure-pore excréteur 270 µm; queue 255 µm; distance extrémité antérieure-début des ailes latérales 15 µm; distance extrémité postérieure-fin des ailes latérales 400 µm; distance extrémité postérieure-phasmides 135 µm; spicules 200 µm; gubernaculum 50 µm.

Description de la femelle : Vulve au voisinage du milieu du corps; ovéjecteur court dirigé antérieurement puis recourbé en crosse vers l'arrière; appareil génital amphidelphique; ailes latérales se terminant postérieurement à l'anus. Les femelles sont ovovivipares, les utérus contiennent des œufs à coque fine et des larves.

Mensurations de la femelle allotype : Longueur 4270 µm; largeur maximale 130 µm; œsophage 340 µm (isthme + bulbe 70 µm); diamètre du bulbe 50 µm; distance extrémité antérieure-anneau nerveux 200 µm; distance extrémité antérieure-pore excréteur 290 µm; distance extrémité antérieure-vulve 2250 µm; queue 390 µm; distance extrémité antérieure-début des ailes latérales 15 µm; distance extrémité postérieure-fin des ailes latérales 325 µm; distance extrémité postérieure-phasmides 180 µm.

Mensurations d'une femelle paratype : Longueur 4650 μm ; largeur maximale 150 μm ; œsophage 300 μm ; distance extrémité antérieure-anneau nerveux 185 μm ; distance extrémité antérieure-pore excréteur 275 μm ; distance extrémité antérieure-vulve 2300 μm ; queue 320 μm ; distance extrémité postérieure-fin des ailes latérales 260 μm ; distance extrémité postérieure-phasmides 180 μm .

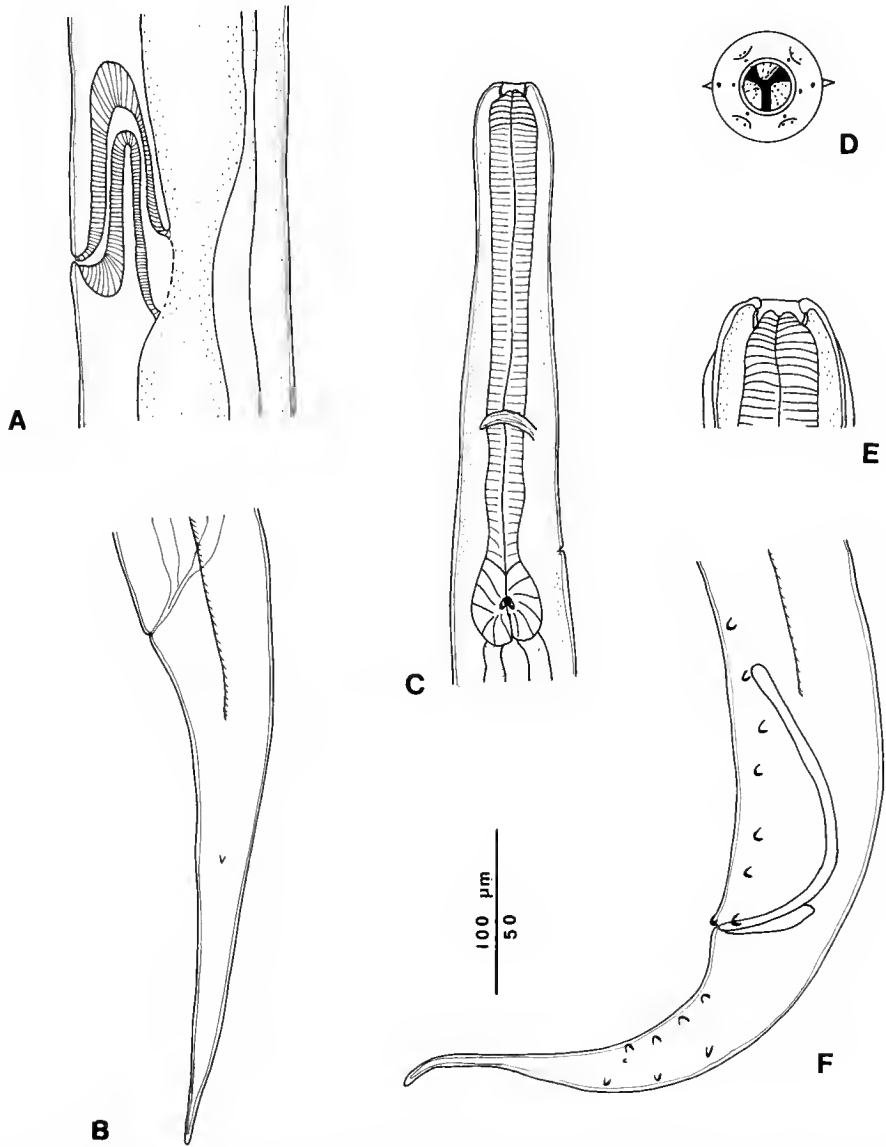


FIG. 3. — *Nemihelix ludesensis* n. sp. : A-E, ♀ : A, région vulvaire; B, extrémité caudale, vue latérale; C, extrémité antérieure, vue latérale; D, extrémité céphalique, vue apicale; E, extrémité céphalique, vue ventrale profonde; F, ♂ : extrémité caudale, vue latérale. (Échelle : 50 μm : E, D; 100 μm : A, B, C, F.)

DISCUSSION

Nemhelix lamottei se différencie de l'espèce-type *Nemhelix bakeri* Morand et Petter par une ouverture buccale subtriangulaire, un nombre et une disposition des papilles caudales différents chez les mâles, et chez les femelles des ailes latérales qui se terminent postérieurement à l'anوس, ainsi qu'une extrémité caudale en forme d'ampoule.

Nemhelix ludesensis se distingue de *Nemhelix bakeri* par un nombre plus élevé de papilles caudales chez le mâle et par des ailes latérales qui se terminent postérieurement à l'anوس chez la femelle. La disposition des papilles des mâles rapproche cette espèce de *Nemhelix lamottei*, mais elle en diffère par une ouverture buccale bien arrondie et une extrémité caudale effilée chez les femelles comme chez *Nemhelix bakeri*.

Il existe donc en Europe au moins trois espèces de Cosmocercidae parasites de Mollusques terrestres et qui appartiennent à un genre différent de l'espèce nord-américaine *Cosmocercoides dukae* Holl, 1928 (ANDERSON, 1960; VANDERBURGH et ANDERSON, 1987).

Cepaea nemoralis et *Cepaea hortensis* sont deux espèces bien établies et leur croisement est difficile à obtenir au laboratoire (LANG, 1908). Par contre, MANWELL et BAKER (1968) expliquent les variations similaires observées dans certains profils électrophorétiques par de possibles hybridations en milieu naturel. Ce point, contesté par certains auteurs, nécessiterait des recherches plus précises (MURRAY, 1975; LAMOTTE, 1987). Ainsi, TILLING (1985) démontre l'existence d'un antagonisme important entre ces deux espèces qui peut aboutir à une exclusion par compétition interspécifique.

Par ailleurs, on peut supposer que les modes d'infestation de *N. lamottei* et *N. ludesensis* sont identiques à celui de *N. bakeri*. Chez cette dernière espèce, la transmission du parasite se produit uniquement au cours des accouplements entre les hôtes (MORAND, 1988).

Nemhelix lamottei, *Nemhelix ludesensis* et *Nemhelix bakeri* semblent donc trois espèces isolées dont les probabilités de rencontre sont nulles. L'évolution récente des hôtes expliquerait les faibles divergences morphologiques entre les espèces parasites. Mais, d'autre part, les espèces du genre *Nemhelix* pourraient servir de véritable marqueur phylétique. Pour cela, il nous faut supposer les étapes adaptatives successives suivantes : (a) une infestation primitive d'un Mollusque par capture d'un Cosmocercide parasite d'Amphibiens comme cela a pu être démontré chez *Cosmocercoides dukae* (VANDERBURGH et ANDERSON, 1987); (b) un isolement du parasite chez ce Mollusque (localisation dans l'appareil génital, puis abandon des stades infestants libres); (c) une radiation évolutive secondaire des Mollusques hôtes accompagnée d'une spéciation des parasites.

Ainsi, il se pourrait que des données parasitologiques permettent d'appréhender les relations taxonomiques encore confuses d'une partie des Helicinae hôtes et en particulier pour les genres *Helix*, *Cepaea* et *Otala*.

Remerciements

Je remercie M^{me} A. J. PETTER et M. le Pr. A. G. CHABAUD pour l'aide et les commentaires apportés à la réalisation de ce travail.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSON, R. C., 1960. — On the development and transmission of *Cosmocercoides dukae* of terrestrial Molluscs in Ontario. *Can. J. Zool.*, **38** : 801-825.
- LAMOTTE, M., 1988. — Facteurs influençant la diversité du polymorphisme de la coquille dans les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* L. (Moll. Pulmonés). *Halictis*, **18** : 131-157.
- LANG, A., 1908. — Ueber die Bastarde von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. *Festschr. Univ. Jena* : 1-120.
- MANWELL, C., et C. M. A. BAKER, 1968. — Genetic variation of isocitrate, malate and 6-phosphogluconate dehydrogenases in snails of the genus *Cepaea*. Introgressive hybridization, polymorphism and pollution? *Comp. Biochem. Physiol.*, **26** : 195-209.
- MORAND, S., 1988. — Cycle évolutif de *Nemhelix bakeri* Morand et Petter (Nematoda : Cosmocercidae) parasite de l'appareil génital de *Helix aspersa* Müller (Gastropoda : Helicidae). *Can. J. Zool.*, **66** (8) : 1796-1802.
- MORAND S., et A. J. PETTER, 1986. — *Nemhelix bakeri* n. gen., n. sp. (Nematoda : Cosmocercidae) parasite de l'appareil génital de *Helix aspersa* Müller (Gastropoda : Helicidae) en France. *Can. J. Zool.*, **64** : 2008-2011.
- MURRAY, 1975. — The genetics of Mollusca. In : Handbook of Genetics. (R. C. KING Edt.), Plenum Press, New York, **3** : 3-31.
- TILLING, S. M., 1985. — The effects of interspecific interaction on spatial distribution patterns in experimental populations of *Cepaea nemoralis* (L.) and *Cepaea hortensis* (Müll.). *Biol. J. Linn. Soc.*, **24** : 71-81.
- VANDEBURGH, D. J., & R. C. ANDERSON, 1987. — The relationship between nematodes of the genus *Cosmocercoides* Wilkie, 1930 (Nematoda, Cosmocercidae) in toads (*Bufo americanus*) and slugs (*Deroceras laeve*). *Can. J. Zool.*, **65** : 1650-1661.

Espèces nouvelles de Florarctinae de l'Atlantique Nord-Est et du Pacifique Sud (Tardigrada, Arthrotardigrada)

par Jeanne RENAUD-MORNANT

Résumé. — Description de quatre espèces nouvelles de Florarctinae (Arthrotardigrada) : *Wingstrandarctus crypticus* n. sp., *Florarctus asper* n. sp. de Nouvelle-Calédonie; *Fl. stellatus* n. sp. des îles de la Société (Polynésie); *Fl. acer* n. sp. de l'Atlantique Nord-Est (France). La description originale de *W. intermedius* (Renaud-Mornant, 1967) est complétée. Les tendances évolutives sont discutées au sein de la sous-famille des Florarctinae.

Abstract. — Four new Florarctinae are described : *Wingstrandarctus crypticus* n. sp., *Florarctus asper* n. sp. from New Caledonia; *Fl. stellatus* n. sp. from Society Islands (Polynesia); *Fl. acer* n. sp. from NE Atlantic coast of France. *W. intermedius* (Renaud-Mornant, 1967) original description is supplemented. Evolutionary trends in the Florarctinae subfamily are discussed.

J. RENAUD-MORNANT, Muséum national d'Histoire naturelle, UA 699 CNRS, Biologie des Invertébrés marins, 57, rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05.

INTRODUCTION

Les récoltes de méiofaune effectuées par B. THOMASSIN en Nouvelle-Calédonie, J. GRELET à Moorea (Polynésie) et R. M. KRISTENSEN à Roscoff (Manche) ont permis l'étude de diverses formes littorales de Florarctinae. Des travaux récents (RENAUD-MORNANT, 1982; KRISTENSEN, 1984) sur de nouveaux genres laissaient présager une grande diversité dans cette sous-famille. L'examen approfondi de certaines espèces réputées cosmopolites a déjà révélé des différences morphologiques permettant de séparer des espèces nouvelles (RENAUD-MORNANT, 1987). Les variants étudiés ici illustrent des phénomènes de spéciation vraisemblablement liés à l'allopatrisme et révèlent le potentiel évolutif des Florarctinae.

I. RÉSULTATS TAXONOMIQUES

Famille HALECHINISCIDAE Thulin, 1928

DIAGNOSE : Arthrotardigrades sans plaques; appendices céphaliques complets, adultes avec pattes terminées par quatre doigts, chacun portant une griffe.

GENRE ET ESPÈCE-TYPES : *Halechiniscus guiteli* Richters, 1908.

Sous-famille FLORARCTINAE Renaud-Mornant, 1982

DIAGNOSE (emend. KRISTENSEN, 1984) : Halechiniscidae avec expansions aliformes sur le pourtour du corps. Assortiment complet d'appendices céphaliques avec clavas secondaires transformées en papilles autour de la bouche. Quatre doigts avec griffes présents chez l'adulte, doigts externes avec pédoncule en forme de crosse arrondie dans le tarse, griffes avec calcar externe. Femelles avec deux réceptacles séminaux, chacun consistant en une vésicule sphérique et un conduit génital en forme de S.

GENRE-TYPE : *Floractus* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965.

Cette sous-famille, créée pour inclure les genres *Ligiarctus* Renaud-Mornant, 1982, et *Floractus*, s'est accrue du genre *Wingstrandarctus* Kristensen, 1984, qui est très étroitement lié à *Fl. hulingsi* Renaud-Mornant, 1976.

Genre WINGSTRANDARCTUS Kristensen, 1984

DIAGNOSE : Alae présentes à tous les stades sauf pour la larve à deux doigts qui est du type *Halechiniscus*; alae simples formées de la seule procuticule dorsale. Griffes simples ou avec calcar externe; griffe externe formée d'une seule pièce. Pédoncule en crochet dans les doigts externes. Vésicules céphaliques au nombre de trois ou absentes. Réceptacles séminaux et spermatozoïdes du type Florarctinae. Glandes segmentaires et glandes épidermiques présentes à tous les « segments ».

ESPÈCE-TYPE : *Wingstrandarctus corallinus* Kristensen, 1984.

A ce genre qu'il a décrit de la Grande Barrière (Australie), KRISTENSEN a rattaché une forme de Nouvelle-Calédonie : *Halechiniscus intermedius* Renaud-Mornant, 1967, en une nouvelle combinaison, *Wingstrandarctus intermedius*, parfaitement justifiée.

Les récoltes de B. THOMASSIN en Nouvelle-Calédonie ont livré une espèce nouvelle, proche de *W. intermedius*; les provenances étant voisines, il était intéressant de réactualiser consécutivement la description déjà ancienne de *W. intermedius* à la lumière du travail détaillé de KRISTENSEN (1984) sur ce genre.

***Wingstrandarctus crypticus* n. sp.**

(Fig. 1, 2)

DIAGNOSE : Tête avec une paire de vésicules céphaliques contenant des organismes bactériens symbiontes. Cuticule dorsale mamelonnée, couverte de débris principalement sableux, déposés également sur ou sous les alae, celles-ci au nombre de 6 : 2 paires latérales, dont la latéro-postérieure possède un rebord épaissi au-dessus de l'insertion de la P4, une antérieure de faible taille et une caudale arrondie. Lobes des clavas secondaires bien séparés en avant de la bouche. Griffes simples, subégales en forme de croissant et avec petit calcar externe. Soies sensorielles sur P1, P2, P3, papille en S sur P4.

ÉTYMOLOGIE : Du latin *crypticus* = caché, se rapportant au revêtement de la cuticule.

MATÉRIEL-TYPE : Holotype : une femelle adulte déposée au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, MNHN AR 587; allotype : un mâle adulte, MNHN AR 587b; paratypes : un juvénile (♂?), MNHN AR 586; 2 mâles, MNHN AR 587c et AR 584.

LOCALITÉ-TYPE : Récif Croissant, intertidal, lagon sud-ouest, Nouvelle-Calédonie, 166°29' E-22°28' S. Coll. B. THOMASSIN 1981.

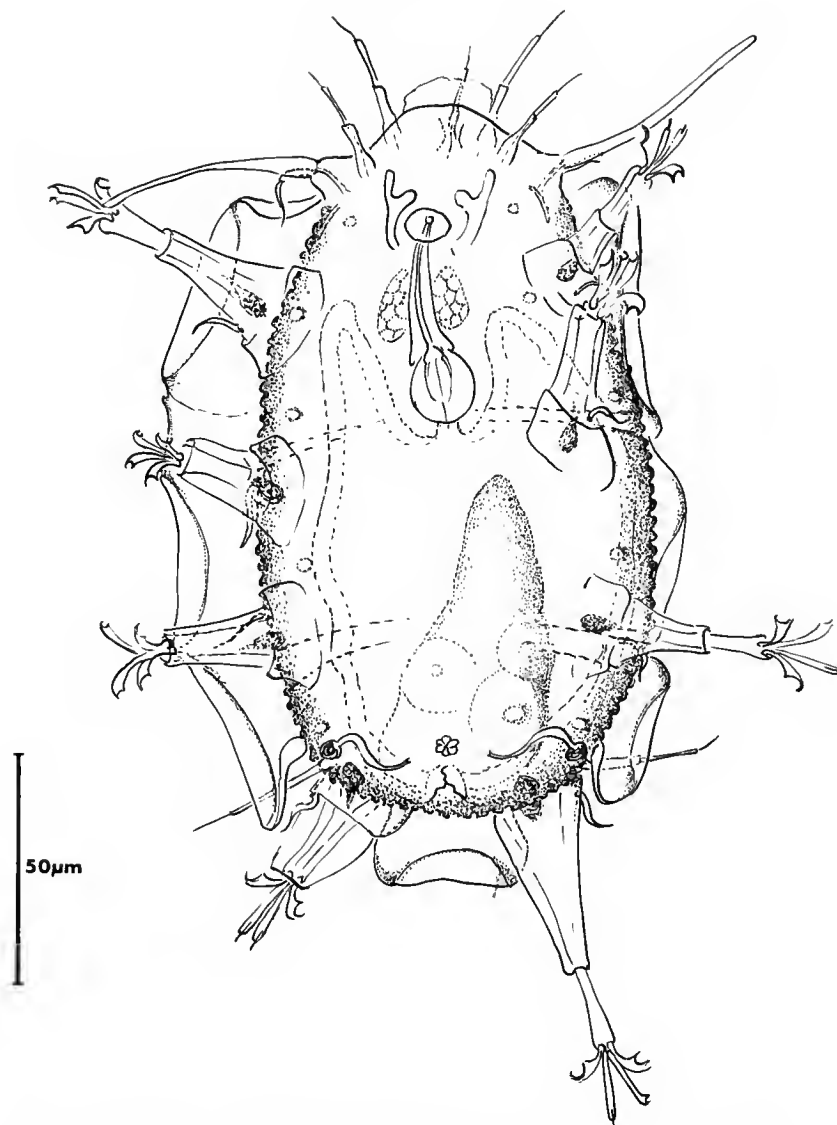


FIG. 1. — *Wingstrandartectus crypticus* n. sp. : holotype, femelle, vue ventrale.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

Morphologie externe : Le corps ovoïde mesure $150\text{ }\mu\text{m}$ de long sur 85 de large (à la hauteur de l'insertion P2-P3), alae exceptées. Tête conique non séparée du corps par une constriction. La cuticule dorsale mamelonnée présente des replis en arrière de la tête et de l'insertion des trois premières paires de pattes. Les alae sont étroites (latérales de $20\text{ }\mu\text{m}$), la plupart du temps

avec un revêtement de débris sableux et des bords repliés ventralement ; l'ala caudale, arrondie, ne recouvre pas la P4. Un épaississement en forme de grosse épine recourbée est situé à la base des alae latéro-postérieures. L'ala frontale n'est représentée que par la simple cuticule céphalique avec plage muqueuse, recouverte de débris. Les organes sensoriels (à l'exception des clavas), sont fixés sur un faible cirrophore et comprennent scapus, flagellum et pointe effilée distale dont les mesures sont données ici à la suite de la longueur totale : cirre médian situé très en avant sur la tête : $21\mu\text{m}$ (5, 13, 3); cirres médians internes : $33\mu\text{m}$ (10, 19, 4); cirres médians externes : $24\mu\text{m}$ (9, 11, 14); cirre A : $26\mu\text{m}$ (10, 12, 4), avec, insérée sur le même cirrophore, la clava (de $50\mu\text{m}$) porteuse d'un double organe de Van der Land. Les clavas secondaires, en forme de Y, s'étalent autour de la bouche sans que les branches internes se rejoignent. Les organes des sens coxaux sur P1, P2 et P3 mesurent 11, 10 et $9\mu\text{m}$ respectivement. La papille P4 porteuse d'un organe de Van der Land est en forme de S et longue de $10\mu\text{m}$. Le cirre E porté par un cirrophore possède un scapus en mamelon ($8\mu\text{m}$), un flagellum ($18\mu\text{m}$) et une pointe distale ($8\mu\text{m}$).

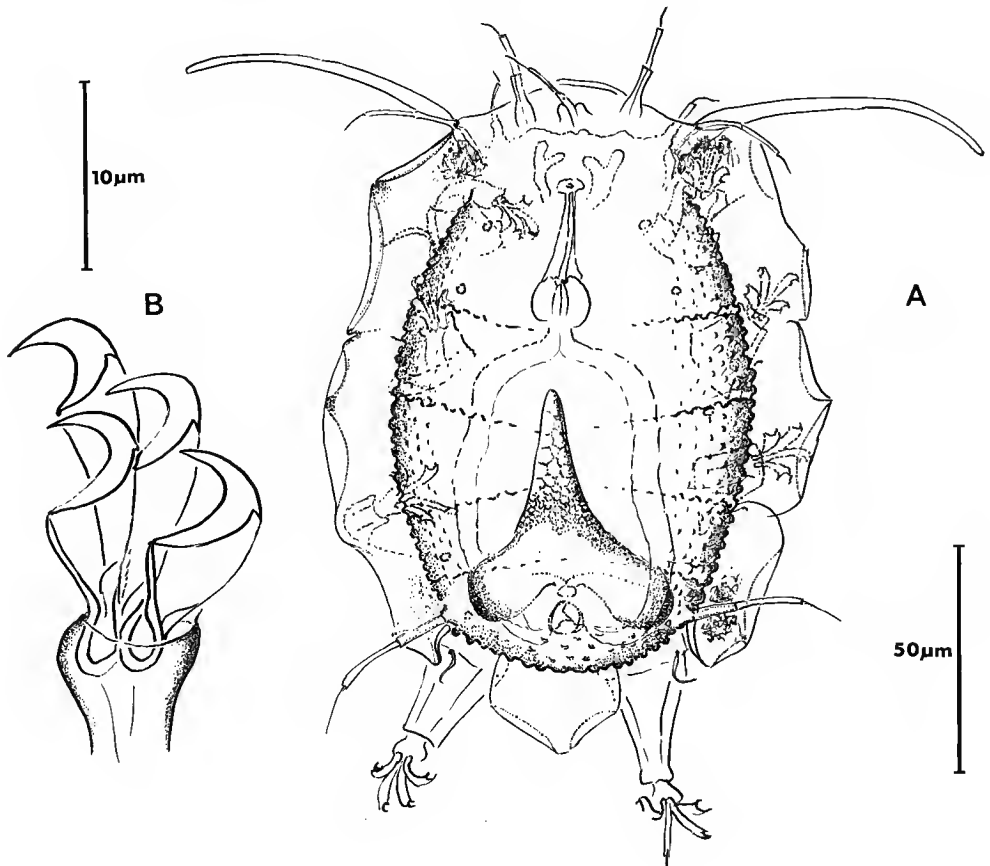


FIG. 2. — *Wingstrandarcus crypticus* n. sp. : allotype, mâle, vue dorsale.

Les doigts sont de morphologie conforme à celle observée chez les *Florarctinae* ; les doigts externes, plus courts, sont armés d'un pédoncule formant un crochet arrondi à la base du tarse ; les griffes, avec un faible calcar externe, sont de taille très semblable et en forme de croissant (fig. 2, B).

Morphologie interne : Le cerveau très étiré latéralement n'occupe que le tiers antérieur de la partie céphalique. La bouche s'ouvre ventralement dans la partie médiane de la tête. Les stylets (30 μm), avec furca basale, flanquent le tube buccal étroit, long de 28 μm . Le bulbe, avec trois placoïdes fins, mesure 17 μm de diamètre. Un œsophage bulbeux lui fait suite. L'estomac est peu visible et à faibles diverticules. L'anus, trifide, est nettement ventral. Deux vésicules piriformes contenant vraisemblablement des bactéries (1 à 2 μm) sont présentes de part et d'autre de la bouche à proximité du cirrophore portant cirre A et clava. Cinq paires de glandes de 2 à 3 μm de diamètre s'observent au niveau de la tête et de chaque paire de pattes. L'ovaire s'étend de l'insertion des P3 jusqu'au bord postérieur dorsal et contient des ovules de 15, 20 et 25 μm de diamètre. Des vésicules séminales (4 μm de diamètre) remplies de sperme flagellé, en peloton, sont situées dorsalement au-dessus de l'insertion des P4. Les vagins décrivent une boucle vers le bas pour déboucher, par un orifice très fin, à 10 μm en dessous du gonopore en rosette.

DESCRIPTION DE L'ALLOTYPE MÂLE

Le corps mesure 187 μm de long sur 95 de large. Les alae sont fortement recouvertes d'éléments fins sableux, notamment l'ala caudale et la lame alaire frontale. Le dimorphisme sexuel portant sur la clava primaire est peu accentué puisque celle-ci mesure 66 μm pour une taille correspondante de l'animal de 187 μm . Cependant, il a été possible de voir que chez un jeune mâle de 129 μm cet organe atteignait déjà 67 μm (fig. 2,A). Il se pourrait donc que la taille de la clava, acquise à la mue de différenciation, ne soit plus synchronisée avec la taille de l'adulte au cours des mues de maturité chez le mâle. Les vésicules porteuses de bactéries n'ont pas été vues mais sont présentes chez les paratypes mâles. Le testicule de forme triangulaire possède deux vastes vésicules séminales latérales, pleines de spermatides à flagelle et qui s'ouvrent ventralement dans un gonopore cylindrique situé à moins de 10 μm au-dessus de l'anus.

DISCUSSION

Wingstrandarctus crypticus n. sp. appartient bien au genre décrit par KRISTENSEN (1984) par la morphologie de la cuticule dorsale, l'agencement des alae, la disposition non jointive des clavas secondaires ; mais il se distingue de l'espèce-type et de *W. intermedius* essentiellement par des griffes simples, alors que ces deux espèces possèdent une épine accessoire aux doigts internes. De plus, les conduits génitaux ont une forme différente de celle rencontrée chez les deux autres espèces de *Wingstrandarctus*. Enfin, un caractère évolutif important, annonçant les divers caestus (RENAUD-MORNANT, 1987) présents chez les *Florarctus* (sauf chez *Fl. hulingsi*), s'observe chez l'espèce nouvelle sous forme d'épaississement cuticulaire soutenant la base des alae latéro-postérieures. Cet ensemble de caractères l'isole des autres espèces du genre.

***Wingstrandarctus intermedius* (Renaud-Mornant, 1967)**

(Fig. 3)

DIAGNOSE (emend.) : Cuticule dorsale fortement mamelonnée. Cinq alae présentes, ala caudale bilobée. Lobes médians des clavas secondaires courts et non joints. Trois vésicules céphaliques avec bactéries. Supports de stylets présents. Organes sensoriels sur toutes les pattes, plus longs sur P1, en forme de S sur P4. Griffes simples, faible calcar sur griffes externes, épines accessoires sur griffes internes. Pédoncules à crochet en boucle dans les doigts externes. Conduits génitaux en S aplati.

MATÉRIEL RÉEXAMINÉ : Type et paratype, MNHN, Paris, AA 1281 et AA 1282. Nouvelle-Calédonie, Fond Blanc, Grand Ténia, 22°00'30" S-165°56'48" E.

Les observations complémentaires confirment la présence d'une cuticule dorsale fortement mamelonnée et l'existence d'un épaississement cuticulaire à la base des alae latéro-postérieures. Celui-ci, plus faible que celui observé chez l'espèce précédente, forme un arc peu marqué. Les clavas secondaires dont la présence est quasi générale chez la plupart des Arthrotardigrada (KRISTENSEN, 1981) ont pu être observées chez *W. intermedius*. La branche médiane en avant de la bouche est relativement courte par rapport à la branche externe (fig. 3, B). Les soies sensorielles existent sur les trois premières paires de pattes, avec les dimensions respectives de 19, 16 et 14 μ m. Un organe de Van der Land a été décelé sur la papille P4. Le réexamen des griffes montre qu'elles sont simples. Les griffes internes, plus petites, possèdent une épine accessoire, les griffes externes une très faible ébauche de calcar (fig. 3, C). Les réceptacles

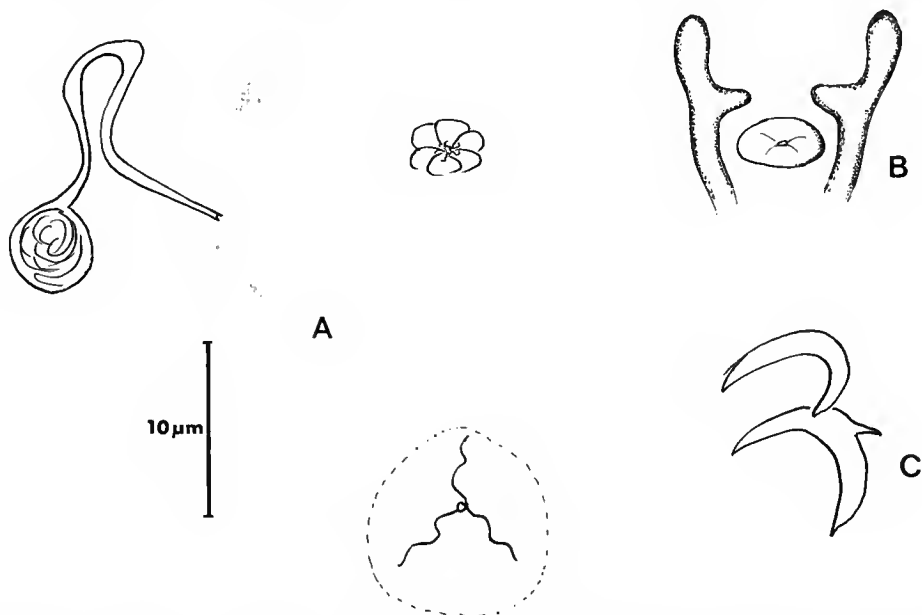


FIG. 3. — *Wingstrandarctus intermedius* : A, vagin, réceptacle séminal, gonopore et anus ; B, clavas secondaires et bouche ; C, griffes interne et externe. (Échelle pour A et C.)

séminaux sont prolongés par un conduit très fin en forme de S, plus contourné que chez l'espèce-type (fig. 3, A). Les glandes segmentaires ont une disposition et un nombre équivalents à ceux décrits chez les autres espèces du genre.

Genre **FLORARCTUS** Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965

DIAGNOSE : Larges expansions aliformes, lobées, latérales ou postérieures au nombre de trois ou de cinq, recouvrant plus ou moins les pattes. Ala caudale pouvant être remplacée par une formation pourvue d'épines. Expansions procuticulaires (caestus) généralement présentes sous les alae. Doigts externes plus courts avec griffe portant une pièce distale en aviculaire. Doigts internes avec griffe simples et épine accessoire.

ESPÈCE-TYPE : *Florarctus heimi* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965.

Florarctus stellatus n. sp.

(Fig. 4, 5)

DIAGNOSE : *Florarctus* avec deux paires d'alae latérales, les antérieures étant les plus longues et s'étendant jusqu'aux attaches des P3 et P4 en lame cuticulaire simple, sans support. Ala caudale avec une forte encoche ronde la divisant en deux lobes ; une lame cuticulaire antérieure joint la base des scapus des cirres médians internes. Clavas secondaires à lobes médians joints. Cuticule dorsale ponctuée par des piliers formant un réseau étoilé sous l'épicuticule. Soies coxales présentes, celles sur P1 étant les plus longues. Organe sensoriel de P4 effilé et coudé. Pédoncule digitaux sans doigts externes. Griffes internes avec épines accessoires, griffes externes avec uncus en aviculaire, typiques du genre. Conduits génitaux des réceptacles séminaux en forme de S dont l'ouverture est équidistante du gonopore et de l'anus. Poches à bactéries présentes dans la tête.

ÉTYMOLOGIE : Du latin *stellatus* = étoilé, rappelant les piliers de la cuticule.

MATÉRIEL-TYPE : Holotype : une femelle adulte déposée au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, MNHN AR 643 ; paratype : une femelle adulte, MNHN AR 653.

LOCALITÉ-TYPE : Tiahura, pente externe de la barrière corallienne, prof. 32 m, 149°50'70" W-17°29' S, île de Moorea, Polynésie. Coll. J. GRELET.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

Morphologie externe : Le corps ovoïde mesure 190 µm de long sur 120 de large, à la hauteur de l'insertion P2, P3, alae exceptées. La tête (83 µm de large) est nettement séparée du corps par une constriction (68 µm). La cuticule dorsale est ornée de faibles mamelons sous lesquels s'observent des piliers d'où partent des formations en étoile (fig. 5, C) ; bien visibles le long des dépressions en regard de l'insertion des pattes, ils sont absents de la partie creuse de ces plis. Alae larges, les antéro-latérales (larges de 40 µm) s'étendant jusqu'à P3 et chevauchant légèrement les postéro-latérales munies d'une large encoche arrondie. Ala caudale bilobée, large de 55 µm. Les alae se forment directement à partir de la cuticule dorsale et ne sont pas munies de caestus. La lame cuticulaire ou « ala frontale » s'élève de 10 µm entre les cirres médians internes.

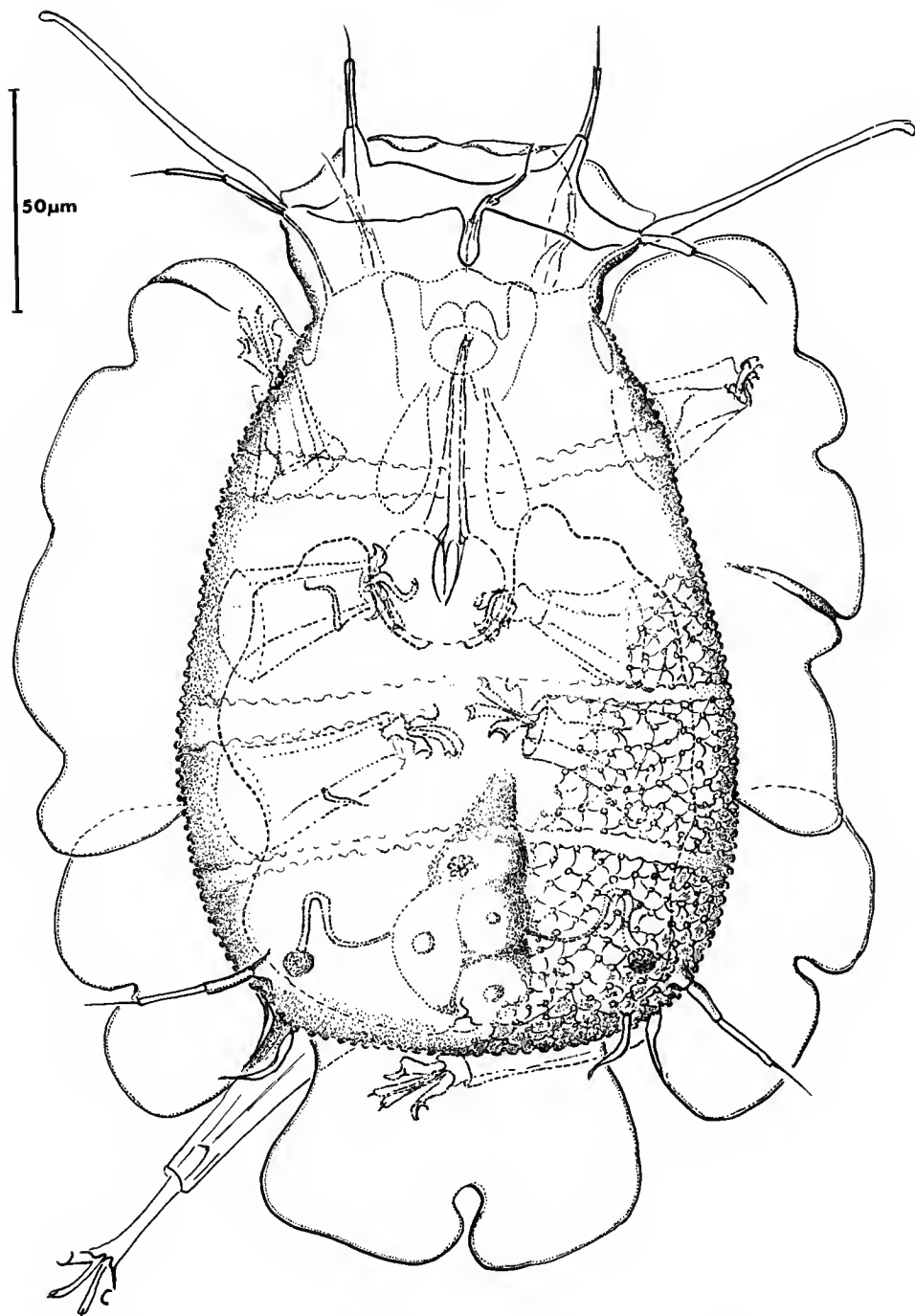


FIG. 4. — *Florarctus stellatus* n. sp. : holotype, femelle, vue dorsale.

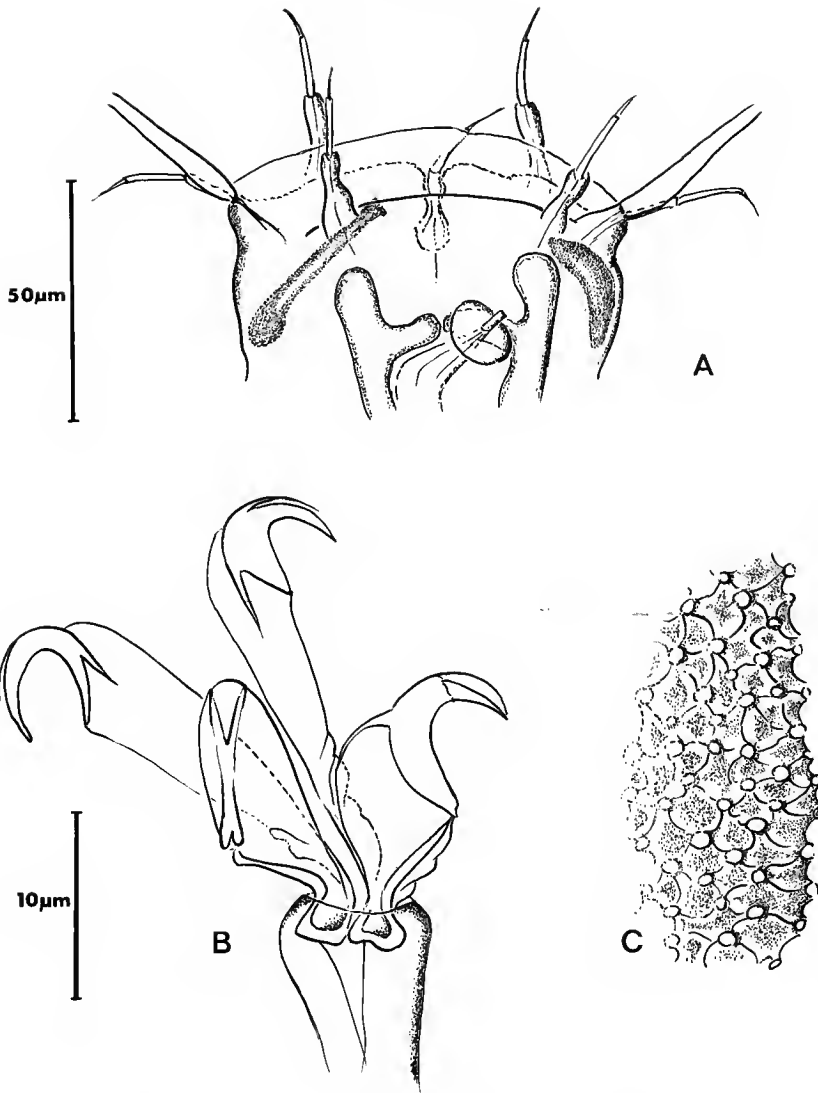


FIG. 5. — *Florarctus stellatus* n. sp. : paratype, femelle; A, vue ventrale de la tête, vésicules à matériel bactérien de part et d'autre des clavas secondaires; B, doigts de la P4; C, structure de la cuticule (bord latéro-dorsal).

A l'exception des clavas et des organes coxaux, tous les cirres sont issus d'un cirrophore plus ou moins élevé et comprennent scapus, flagellum et filament terminal. Leurs mesures sont données à la suite de la longueur totale : cirre médian, inséré légèrement en arrière de la bordure frontale : 22 μm (10, 10, 2); cirres médians internes faisant saillie au-delà de l'ala frontale : 40 μm (12, 19, 9); cirres médians externes implantés nettement sur la face ventrale : 32 μm (12, 14, 6); cirre A, issu du même socle que celui de la clava (66 μm) porteuse d'un

organe de Van der Land à sa base : $32\text{ }\mu\text{m}$ (10, 17, 5). Un organe de Van der Land est également présent parmi les organes sensoriels pédieux ; ces soies mesurent 20, 14 et $12\text{ }\mu\text{m}$ respectivement sur les trois premières paires de pattes. Sur la dernière, la papille ($20\text{ }\mu\text{m}$) est cousée dans sa partie distale. Le cirre E est identique par la forme et la taille au cirre A, et inséré nettement au-dessus de la P4. Les clavas secondaires, présentes autour du cône buccal, forment deux lobes latéraux situés sous l'insertion des cirres médians externes et deux lobes médians se rejoignant en avant de la bouche.

Les pattes présentent tous les caractères liés au genre : fémur et tibia télescopiques, tarse portant les crochets proximaux des pédoncules des doigts externes. Ceux-ci, plus courts que les doigts internes, ont des griffes avec uncus aviculaire et calcar externe. Celui-ci est présent aussi sur les griffes simples avec épine accessoire des doigts internes (fig. 5, B).

Morphologie interne : Le tube buccal rectiligne ($48\text{ }\mu\text{m}$) s'ouvre dans un bulbe ovale (diamètre : 30 et $21\text{ }\mu\text{m}$) avec trois apophyses lamellaires de $18\text{ }\mu\text{m}$ de long. Stylets de $50\text{ }\mu\text{m}$, sans supports. Estomac à diverticules peu marqués et larges cellules. Anus en fente trifide et ondulée. Ovaire antérieurement très étroit, au niveau des P2, s'évasant au-dessus de P4 et contenant trois ovules. Gonopore en rosette, antérieur à l'anus, distant de $20\text{ }\mu\text{m}$ des ouvertures des conduits génitaux ; ceux-ci très effilés distalement, s'élargissant pour former un S et rejoindre les vésicules séminales sphériques (diamètre : $6\text{ }\mu\text{m}$) où s'observent des pelotons de spermatozoïdes flagellés.

DISCUSSION

La nouvelle espèce appartient incontestablement au genre *Florarctus* par la présence de griffes externes composées et de griffes médianes simples, ainsi que par des clavas secondaires dont les lobes médians sont joints comme chez la plupart des espèces du genre. Cependant, l'aspect de la cuticule fortement ponctuée pourrait la rapprocher du genre *Wingstrandarctus* dont c'est l'une des caractéristiques majeures, bien qu'une morphologie semblable se constate aussi chez *Fl. cinctus* Renaud-Mornant, 1976, et *Fl. acer* n. sp. Le fait que *Fl. stellatus* n. sp. ne possède pas de caestus lui confère de fortes affinités avec *Fl. hulingsi* Renaud-Mornant, 1976, dont il se distingue par la structure de sa cuticule ; celle de *Fl. hulingsi* présente une épicuticule lisse où les piliers ne sont pas visibles, tout au moins en microscopie optique. De plus, chez cette dernière espèce, les vésicules à bactéries sont absentes (RENAUD-MORNANT, 1976 ; KRISTENSEN, 1984). Les mâles demeurant inconnus chez la nouvelle espèce, l'existence d'un dimorphisme sexuel semblable à celui décrit chez *Fl. hulingsi* n'a pu être élucidée.

Florarctus asper n. sp.

(Fig. 6, 7, 8)

DIAGNOSE : *Florarctus* avec griffes externes composées munies d'une partie distale en forme d'aviculaire. Assortiment complet d'alaes y compris une frontale reliant les cirres médians internes. Expansions alaires antéro-latérales s'étendant jusqu'aux P3, et soutenues par deux forts caestus composés d'un grand piquant dans un fourreau épicuticulaire et cinq paires de caestus plus petits, en forme d'épines. Alae postéro-latérales fortement échancrées, munies d'un grand caestus avec fourreau et piquant, et deux

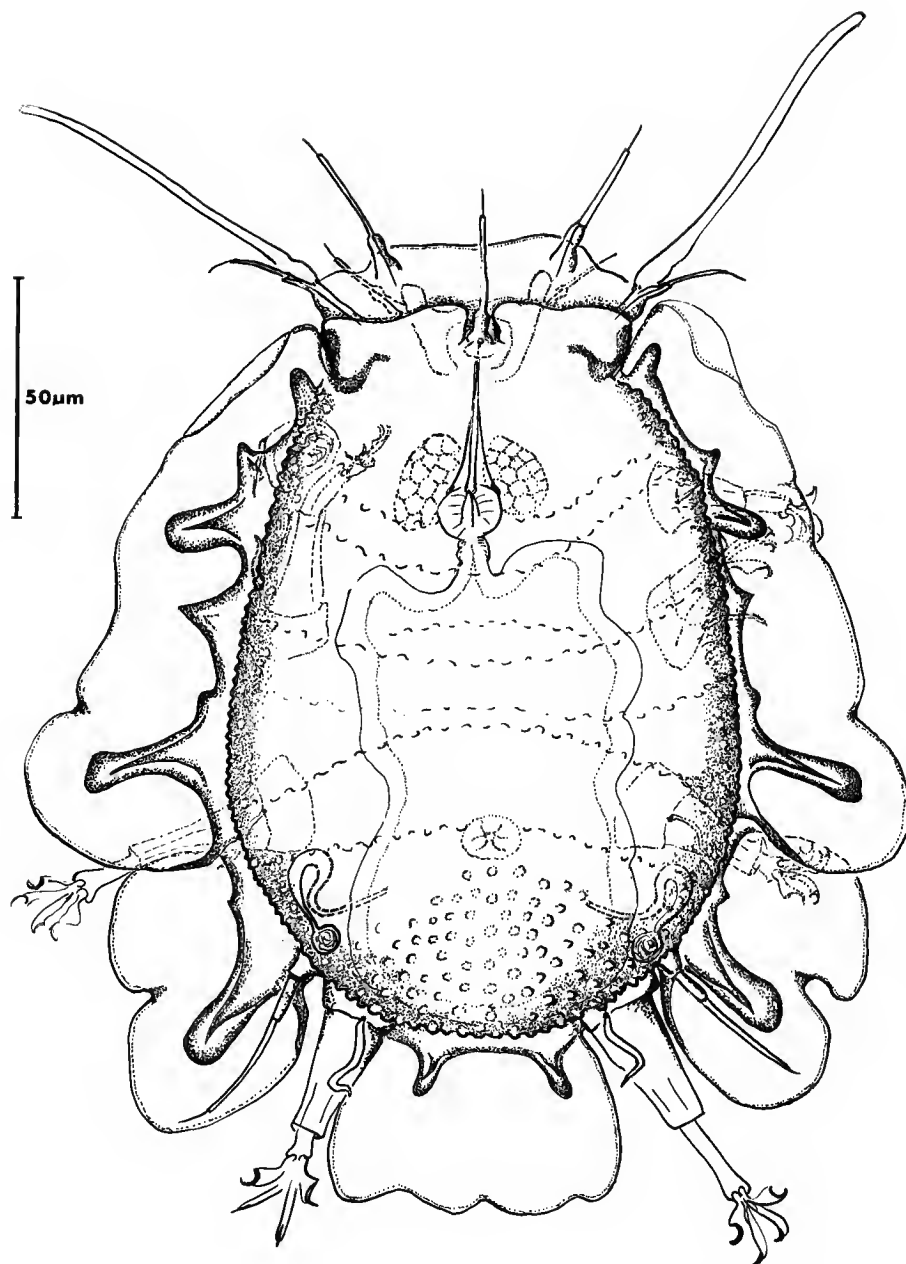


FIG. 6. — *Florarctus asper* n. sp. : holotype, femelle, vue dorsale.

caestus secondaires. Ala caudale à deux caestus principaux et trois échancrures de faible taille. Cuticule dorsale fortement et régulièrement ponctuée dans la région du tronc par des piliers formant des mamelons. Organes céphaliques sensoriels classiques du genre, avec clavas secondaires jointes. Soies coxales de taille semblable, sauf celle sur P4, plus longue et recourbée en sa partie distale. Bulbe buccal de faible diamètre. Vésicules contenant des bactéries situées de part et d'autre de la tête.

ÉTYMOLOGIE : Du latin *asper* = ciselé, rappelant la configuration des caestus.

MATÉRIEL-TYPE : Holotype : une femelle adulte déposée au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, MNHN AR 543; allotype : un mâle adulte, MNHN AR 542; paratypes : 8 femelles adultes, 1 juvénile, MNHN AR 540, AR 542, AR 545; 5 mâles adultes, MNHN AR 452b, AR 545b.

LOCALITÉ-TYPE : Récif Aboré fond du lagon, sable corallien, prof. 3 m, côte Sud, Nouvelle-Calédonie, 166°29' E-22°28' S. Coll. B. THOMASSIN (1981).

AUTRE MATÉRIEL : Un mâle préadulte, MNHN AR 576 : Récif Maître, platier, côte Sud, Nouvelle-Calédonie, coll. B. THOMASSIN, 1981. Deux mâles, MNHN AR 646, AR 648, et deux femelles, MNHN AR 647, AR 651 : Moorea, Tiahura, îles de la Société, Polynésie, 149°51'30" W-17°30' S, coll. Y. GRELET.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

Morphologie externe : Le corps ovoïde mesure 180 µm de long sur 108 de large à la hauteur de l'insertion P2-P3, largeur des alae exceptée. La tête trapue (68 µm de large) est séparée du corps par une faible constriction (62 µm). La cuticule dorsale (tête et sillons à hauteur des trois premières paires de pattes exceptés) présente une surface régulièrement mamelonnée par la saillie des piliers situés grossièrement en quinconce. Une lame cuticulaire, ou ala frontale de 11 µm de haut, réunit les cirrophores des cirres médians internes; en arrière, un bourrelet cuticulaire s'étend dorsalement de part et d'autre du cirre médian impair pour rejoindre les cirrophores des clavas primaires. Les mesures des appendices céphaliques incluant celles des scapus, flagellum et filament terminal sont les suivantes : cirre médian impair : 30 µm (9, 18, 3); cirres médians internes : 38 µm (11, 20, 7); cirres médians externes : 25 µm (7, 15, 3); cirre A : 25 µm (8, 14, 3). La clava primaire (76 µm) porte un organe de Van der Land à sa base. Les clavas secondaires (30 µm de haut) présentent des branches médianes jointes au-dessus de la bouche. Un épaissement continu de la cuticule dorsale est présent à la naissance des alae. Les latérales sont au nombre de deux paires. L'antérieure, s'étendant jusqu'à l'insertion de P3, possède cinq caestus en forme d'épine de taille inférieure aux deux autres caestus, composés d'une pointe enrobée dans un fourreau lâche, allongé distalement. Ces dernières formations mesurent respectivement 18 et 28 µm, l'ala à sa base ayant une largeur de 45 µm. Les alae latéro-postérieures portent un gros caestus à fourreau (32 µm) et deux épines de taille très inégale. Ces expansions aliformes sont bilobées et atteignent 50 µm de largeur, ainsi que l'ala caudale. Celle-ci possède trois échancrures et deux caestus de moindre importance (15 µm). Le cirre E est porté par un cirrophore de 6 µm (8, 23, 9); son scapus, étroit et cylindrique, est séparé du cirrophore portant l'organe de Van der Land par un anneau isolé et bien délimité (fig. 8, B).

Les pattes sont du type *Florarctus*, avec doigts internes plus longs et porteurs de griffes à épines accessoires et faible calcar externe. Les griffes externes composées, avec uncus en aviculaire, sont portées par des doigts plus trapus dont le pédoncule se recourbe en crochet dans le tarse. Présence d'une pièce dorsale le long du tibia ou « triquetrum » (fig. 7, A, B). Les

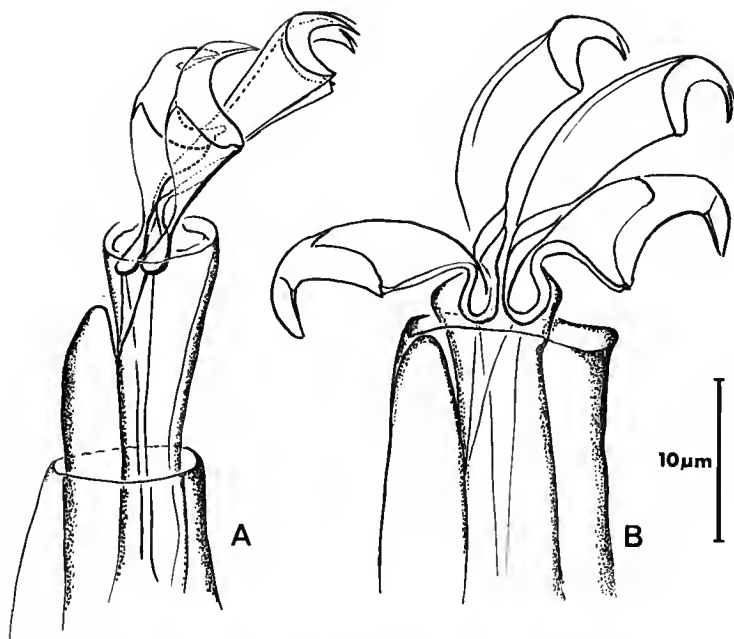


FIG. 7. — *Florarctus asper* n. sp. : A, patte vue de profil avec triquetrum; B, patte vue de 3/4, pédoncles pédieux.

soies coxales sensorielles sur les trois premières paires de pattes mesurent 12, 14 et 15 μm respectivement. La papille P4 est sinusoïde (20 μm) avec organe de Van der Land à la base du scapus.

Morphologie interne : Deux vésicules formant un V avec branches de 12 μm et contenant vraisemblablement des bactéries (1 μm) s'étendent des bords extérieurs de la tête vers la bouche. Le tube buccal est étroit, long de 36 μm , flanqué de stylets sans supports, avec glande de dimension réduite. Le bulbe est de petite taille (diamètre : 12 μm), avec trois petites apophyses en lame; lui font suite un œsophage massif et un intestin à lobes antérieurs atteignant la région céphalique. Anus en fente trifide ondulée. L'ovaire dorsal est bordé latéralement par les vésicules séminales situées au-dessus de l'insertion des P4 et où s'observe du sperme flagellé enroulé en peloton. Les conduits ou vagins, nettement plus larges dans leur partie proximale en U, s'affinent vers les pores s'ouvrant à 23 μm du gonopore en rosette.

DESCRIPTION DE L'ALLOTYPE MÂLE

Plus petit que la femelle (120 μm de long sur 80 de large), son dimorphisme sexuel secondaire se manifeste au niveau de la taille des clavas (80 μm); les caestus, alae et autres appendices céphaliques et pédieux sont proportionnellement semblables dans les deux sexes, avec les mesures suivantes : cirre médian : 28 μm (7, 15, 5); cirres médians internes : 30 μm (9, 18, 3); cirres médians externes : 21 μm (6, 12, 3); cirre A : 20 μm (5, 11, 4); cirre E : 39 μm (9,

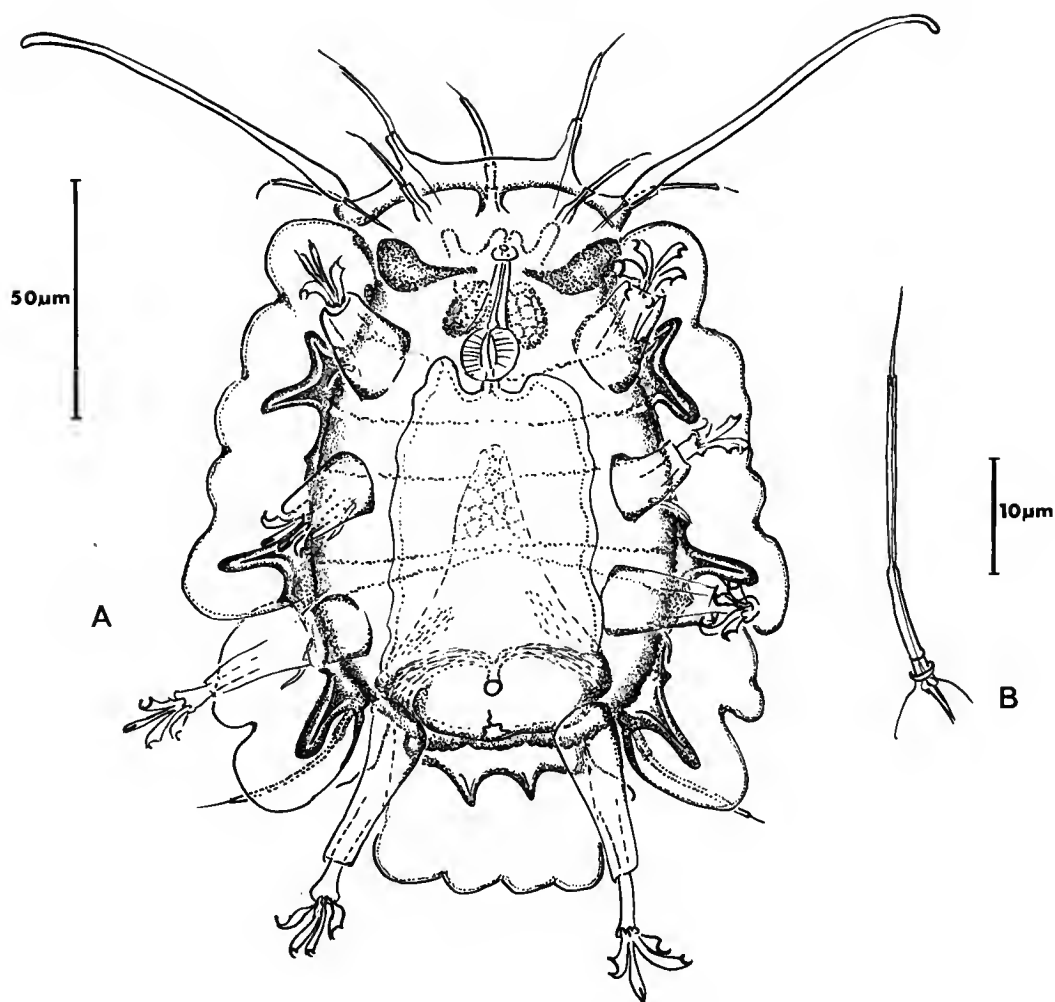


FIG. 8. — *Florarctus asper* n. sp. : allotype, mâle; A, vue ventrale; B, cirre E.

21, 9); soies pédieuses P1, P2, P3 : 11 à 12 μm ; papille P4 : 15 μm . Caestus avec fourreau : 12 et 17 μm pour les alae antéro-latérales, 21 μm pour les postéro-latérales et 10 μm pour l'ala caudale.

Le tube buccal est court : 17 μm ; les stylets mesurent 18 μm . Deux vésicules piriformes contenant vraisemblablement des bactéries symbiontes s'étendent latéralement de part et d'autre de la bouche, avec orifices vers le cône buccal.

Le testicule s'étend dorsalement avec un apex atteignant le repli situé entre les P1 et P2. Les spermatocytes sont situés au centre de la glande triangulaire et de nombreux spermatoïdes en forme de « grain de blé » s'observent à la périphérie. Dans la partie postérieure, ces

éléments se rassemblent, contournent l'intestin dans des spermiductes qui se rejoignent ventralement en un seul conduit s'ouvrant par un pore arrondi, situé à $4\mu\text{m}$ au-dessus de l'anus.

DISCUSSION

Cette nouvelle espèce se classe sans difficulté dans le genre *Florarctus* par la présence de griffes externes composées. Par la structure mamelonnée de sa cuticule dorsale, elle est apparentée à *Fl. cinctus* et *Fl. acer* n. sp., mais elle diffère de la première par la forme plus complexe de ses caestus et de la seconde par une disposition des mamelons postérieurs non alignés. Le fourreau recouvrant les plus grands caestus de *Fl. asper* n'est pas sans rappeler la morphologie en « doigt de gant » rencontrée chez *Fl. vulcanius* Renaud-Mornant, 1987, et *Fl. salvati* Renaud-Mornant et Delamare Deboutteville, 1965; mais, chez ces deux dernières espèces, les épines sous-jacentes sont absentes et les caestus caudaux sont différents. Quant aux caestus qui sont présents chez *Fl. glareolus* Noda, 1987, leur analyse trop peu poussée dans la description originale (NODA, 1987 : 324, fig. 1) ne permet pas actuellement de comparaison valable.

Florarctus acer n. sp.

(Fig. 9, 10, 11)

DIAGNOSE : *Florarctus* avec cuticule antérieure découpée par une échancrure médiane, cuticule dorsale avec ponctuation plus forte et arrangée en ligne sagittale postérieurement. Six alae présentes, y compris l'antérieure. Caestus bifides avec pointes acérées sous les alae latérales et caudales. Clavas secondaires accolées antérieurement. Des paires de vésicules céphaliques latérales avec symbiontes (bactéries) peuvent être présentes. Doigts internes plus longs, porteurs de griffes avec épine accessoire. Doigts externes avec pédoncule en crochet et griffes à uncus distal faiblement découpé en aviculaire, et avec calcar externe. Organe sensoriel sur P4 incurvé en S. Conduits génitaux femelles en double S.

ÉTYMOLOGIE : Du latin *acer* = pointu, rappelant la forme caractéristique des caestus.

MATÉRIEL-TYPE : Holotype : une femelle adulte déposée au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, MNHN AV 379; paratypes : cinq femelles, MNHN AV 377, AV 380 et AV 382; un juvénile, MNHN AV 378.

LOCALITÉ : Baie de Morlaix, France, $48^{\circ}46'6''\text{N}$ - $04^{\circ}00'7''\text{W}$, prof. 25 m. Coll. R. M. KRISTENSEN, juillet 1985.

AUTRE MATÉRIEL : Une femelle adulte, MNHN AR 153 : Roscoff, intertidal, coll. J. RENAUD-MORNANT, mars 1979. Un juvénile ($\sigma^?$), MNHN AV 384 : Roscoff, sable à *Dentalium*, coll. R. M. KRISTENSEN, mars 1982.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

Morphologie externe : Femelle avec corps hémisphérique, aplati ventralement, et tête démarquée du corps par une constriction. Le corps mesure $195\mu\text{m}$ de long sur 135 de large sans compter les alae. La cuticule dorsale formant trois replis à la hauteur des pattes est

fortement ponctuée de mamelons disposés en quinconce. Cette disposition devient linéaire et forme un éventail dans la partie postérieure du corps où les mamelons augmentent de taille. La cuticule ventrale est très finement ponctuée. Les alae, très translucides, larges de 20 à 40 μm , sont au nombre de cinq. Les antéro-latérales sont quadrilobées avec deux caestus bifides munis d'épines et un petit caestus intermédiaire. Les alae postéro-latérales sont bilobées avec un

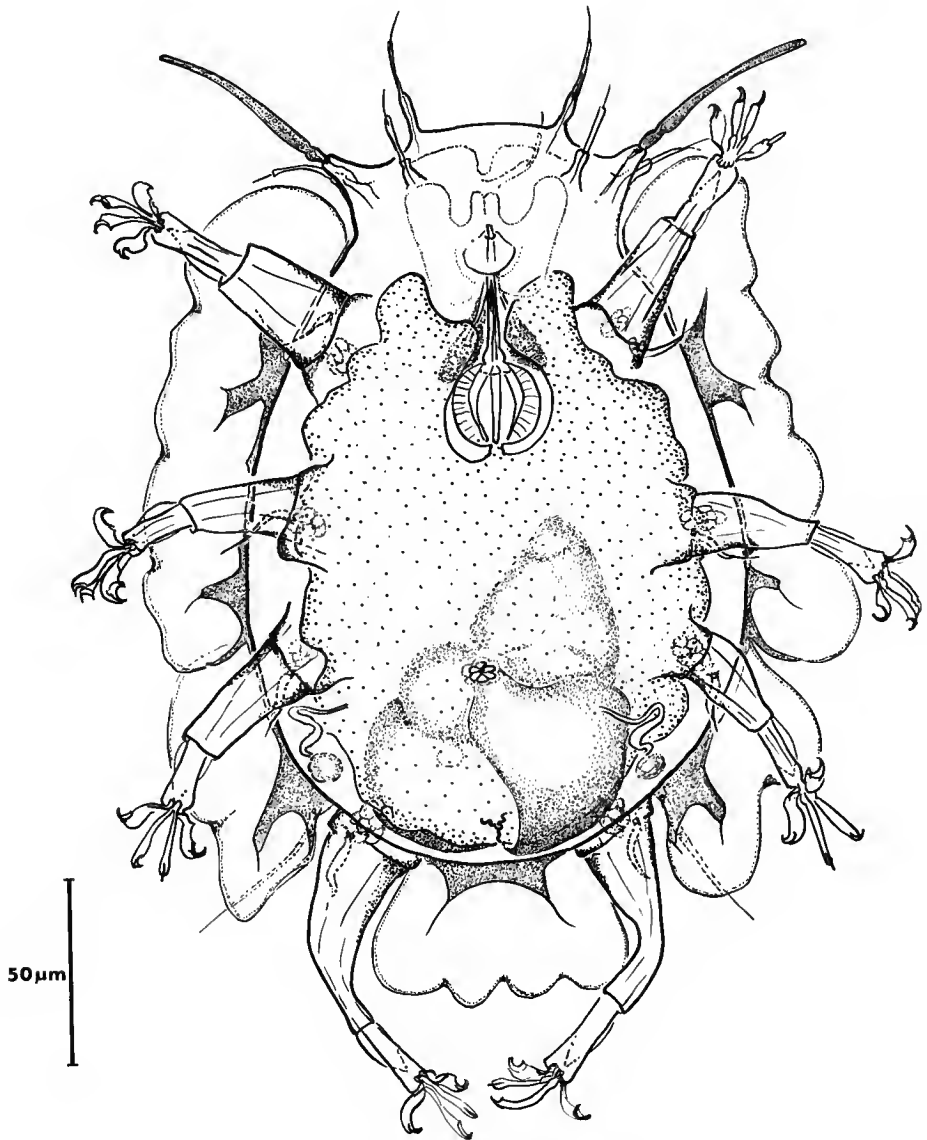


FIG. 9. — *Florarctus acer* n. sp. : holotype, femelle, vue ventrale.

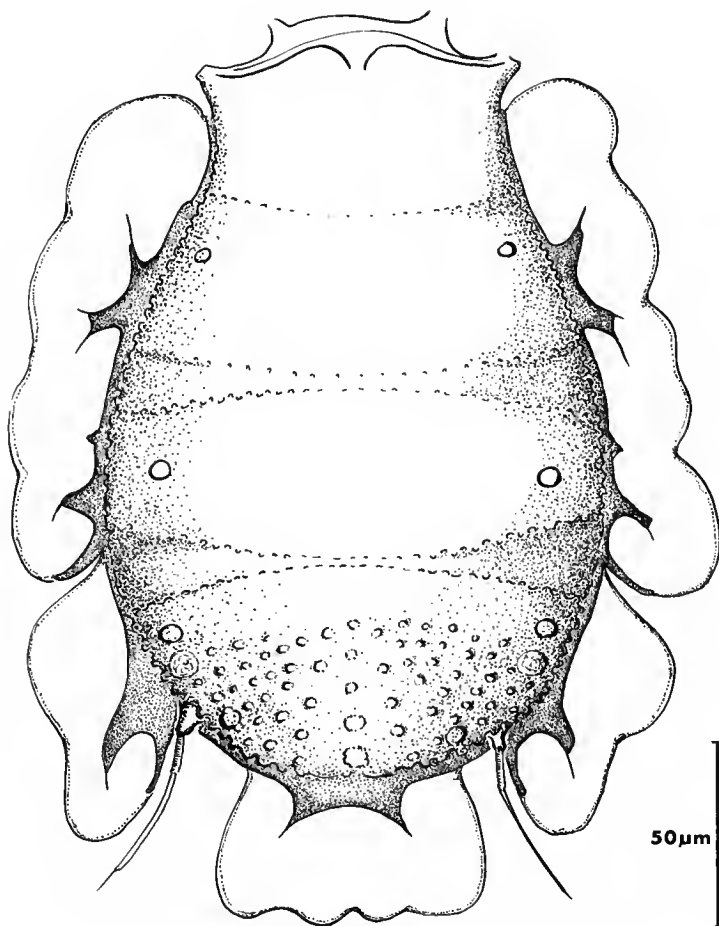


FIG. 10. — *Florarctus acer* n. sp. : holotype, femelle, vue dorsale montrant la configuration de la cuticule postérieure.

caestus dont la branche antérieure possède une épine. L'ala caudale est quadrilobée avec caestus bifide à deux prolongements en pointe.

Les cirres céphaliques comprennent un cirrophore de $3\mu\text{m}$, suivi de trois parties : un scapus en forme de gaine, un flagellum et une soie distale effilée. Les mesures sont les suivantes : cirre médian inséré nettement en arrière de la bordure frontale : $35\mu\text{m}$ (11, 15, 9); cirres médians internes, situés tout à fait frontalement : $33\mu\text{m}$ (7, 15, 11); cirres médians externes, insérés beaucoup plus en arrière, ventralement : $24\mu\text{m}$ (5, 14, 5). Les clavas secondaires sont accolées dans leurs parties antérieures médianes, et peu visibles postérieurement à la bouche. Cirres A, $34\mu\text{m}$ (9, 15, 10), et clavas ($52\mu\text{m}$) sont insérés sur des cirrophores de $3\mu\text{m}$ dont la base est commune. Un organe de Van der Land est présent à la base de la clava. Les autres organes sensoriels, les soies coxales, mesurent 20, 11, $9\mu\text{m}$, respectivement, sur les trois premières paires de pattes. Sur P4 une papille courte et effilée avec organe de Van der Land, mesure $15\mu\text{m}$. Cirre E, $43\mu\text{m}$ (12, 26, 5), avec scapus cannelé.

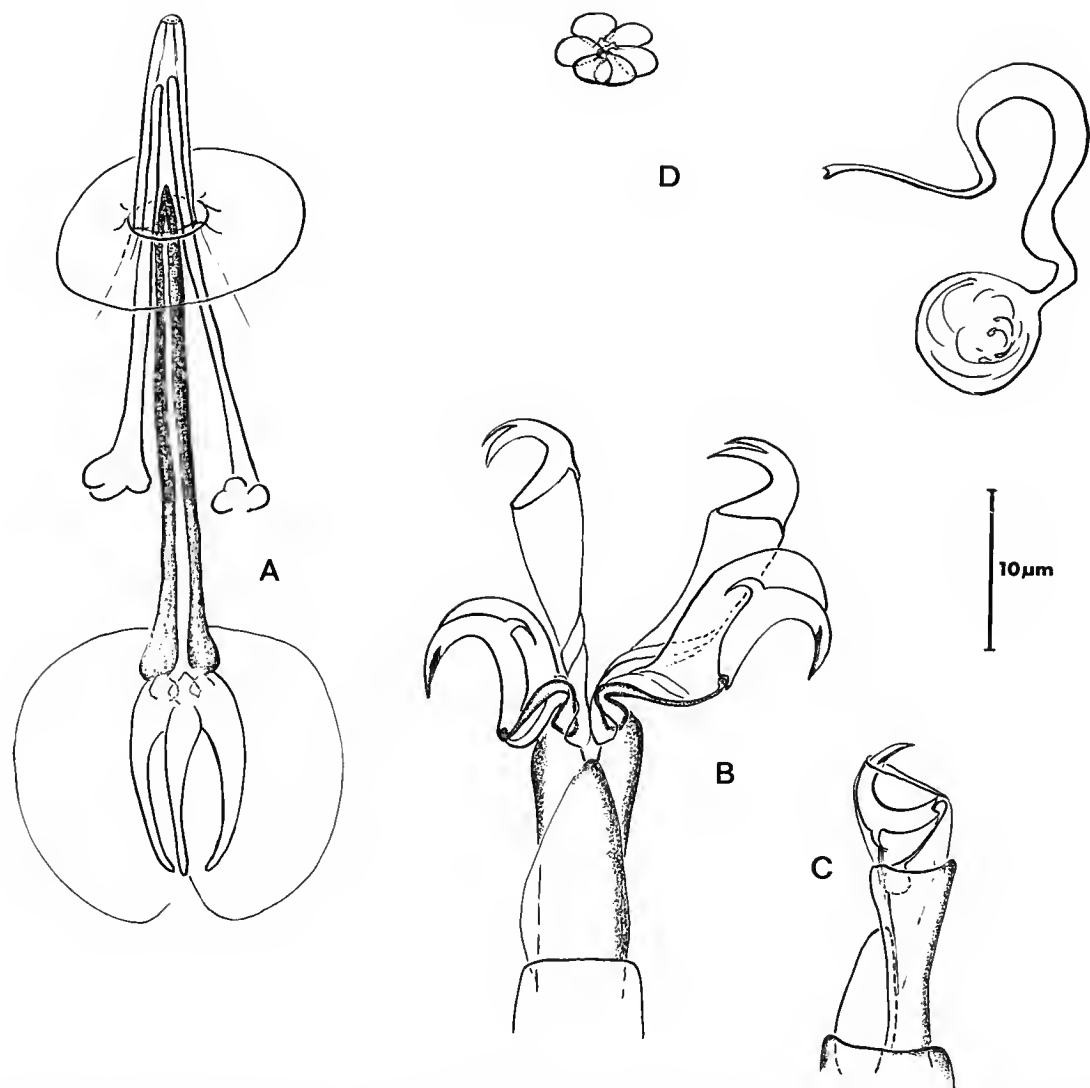


FIG. 11. — *Florarctus acer* n. sp. : A, appareil buccal; B, patte; C, doigt externe vu de profil; D, réceptacles séminaux et gonopore ♀.

Les pattes possèdent un tibia surmonté dorsalement d'une pièce conique ou « triquetrum » qui, avec le tibia peut se rétracter entièrement dans le fémur. Boucles des pédoncules des doigts externes présentes dans le tarse. Griffes des doigts externes avec calcar; l'encoche interne suggère un aviculaire rudimentaire. Les doigts internes plus longs que les externes, sans pédoncule mais avec replis spirales et renflement proximaux, portent des griffes avec petit calcar externe et épine accessoire (fig. 11, B, C).

Morphologie interne : La plus grande partie de la cavité générale est de couleur verte due aux diverticules intestinaux remplis de matériel végétal. Le cerveau étiré en largeur présente un

protocérébron avec deux lobes frontaux. La bouche est située nettement en arrière du rebord frontal. Le tube buccal ($40\text{ }\mu\text{m}$) est calcifié sur les trois quarts proximaux. Stylets ($33\text{ }\mu\text{m}$) avec furcas trilobées. Le bulbe (diamètre : $20\text{ }\mu\text{m}$) inclut les renflements du conduit buccal ainsi que trois apophyses simples (fig. 11, A). Glandes des stylets de taille réduite. Œsophage court et estomac sans diverticules marqués; anus en fente trifide ondulée. Des glandes pédieuses sont visibles en avant des coxas; d'autres glandes, de plus petite taille (diamètre : 3 à $4\text{ }\mu\text{m}$), sphériques en position dorso-latérale, sont présentes à hauteur du cou et de l'insertion de chaque patte. Ovaire dorsal où s'observent plusieurs ovules et un œuf (diamètre : $45\text{ }\mu\text{m}$) déjà engagé dans l'oviducte. Gonopore en rosette à six plaques; à $15\text{ }\mu\text{m}$ de distance postérieurement s'ouvrent les canaux ou vagins en forme de S, rejoignant les réceptacles séminaux dorsaux contenant du sperme flagellé (fig. 11, D).

Chez un paratype juvénile MNHN AV 378 et un adulte MNHN AV 384 en provenance du sable à *Dentalium* de Roscoff, des vésicules contenant vraisemblablement un matériel bactérien ont été observées de part et d'autre de la tête. Ces individus, correspondant par tous les autres caractères à l'espèce décrite, lui ont été rattachés.

DISCUSSION

Les griffes externes à pièces aviculaires rudimentaires permettraient de situer cette espèce en position intermédiaire entre les genres *Wingstrandarcus* et *Florarcus*, si la présence de caestus bien délimités ne la rapprochait nettement du dernier genre. L'ala caudale est très semblable à celle de *Fl. antillensis* Van der Land, 1968, mais s'en différencie par la présence de caestus. Quant au caractère de la cuticule dorsale, fortement mamelonnée, il se rapprocherait de celui de *Fl. cinctus* et de *Fl. asper* n. sp. par son aspect général, mais s'en éloigne par la disposition particulière des mamelons postérieurs dorsaux.

La possession de vésicules à bactéries par certains spécimens roscovites n'apparaît pas comme un caractère discriminant valable. Leur présence peut être liée à l'état physiologique des hôtes qui sont capables de les vider, ou de s'en débarrasser lors des mues (KRISTENSEN, 1984); l'étude d'une population est donc obligatoire pour conclure.

II. CRITÈRES MORPHOLOGIQUES ET LIGNÉES ÉVOLUTIVES CHEZ LES FLORARCTINAE

L'adjonction de quatre espèces dans la sous-famille des Florarctinae apporte une vision nouvelle sur les lignées évolutives possibles à l'intérieur de ce groupe. Les taxons décrits ici peuvent être considérés comme des chaînons manquants dans ces lignées, notamment dans celle basée sur la morphologie des griffes, caractère jugé fondamental pour la systématique des Heterotardigrada (RENAUD-MORNANT, 1982; KRISTENSEN & HIGGINS, 1984). Les stades intermédiaires illustrés par ces taxons s'insèrent dans la série partant des griffes simples de *Wingstrandarcus intermedius*, pour aboutir à celles composées d'un article en aviculaire de *Fl. salvati*, par exemple. Leur insertion dans la série évolutive rend les coupures génériques moins

évidentes, les autres critères morphologiques étant basés sur des caractères n'ayant pas suivi une évolution parallèle. Les alae, par exemple, qui se trouvent en nombre égal aussi bien chez les genres *Wingstrandarcus* que *Florarcus*, mais néanmoins en un seul exemplaire chez *Ligiarcus*, sans que les stades intermédiaires aient encore pu être découverts. Chez *Florarcus*, un variant du caractère alaire apparaît sous forme d'épines remplaçant l'ala caudale chez *Fl. heimi* et *Fl. cervinus* Renaud-Mornant, 1987, sans qu'il soit possible de savoir, à l'heure actuelle, s'il s'agit d'un caractère primitif se rapprochant des épines observées chez *Actinarcus lyrophorus* Renaud-Mornant, 1978, ou d'un caractère dérivé des caestus présents chez certaines espèces de *Florarcus*. Or, l'évolution de ceux-ci, bien qu'apparemment liée aux alae, est encore très problématique, leur étude détaillée ne faisant que débiter, au fur et à mesure des récoltes.

La morphologie mamelonnée de la cuticule dorsale due à la structure des piliers (KRISTENSEN, 1984) et à leur développement apparaît comme un caractère convergent présent chez des espèces considérées comme les plus spécialisées, et qui se retrouve dans de nombreux genres de la famille des Halechiniscidae : *Tanarcus* Renaud-Debyser, 1959, *Raiarcus* Renaud-Mornant, 1981, et surtout *Actinarcus* Schulz, 1935.

En revanche, les appendices céphaliques sont remarquablement conservateurs dans l'ensemble de la sous-famille ; seul un variant portant sur l'extension de la branche médiane des clavas secondaires, les rendant jointives ou non (KRISTENSEN, 1984), pourrait être considéré comme un critère générique valable. L'appareil buccal dont la morphologie est peu utilisée dans la systématique des Arthrotardigrada apporte des éléments de valeur dans l'établissement d'une hiérarchie des caractères chez les Florarctinae. En effet, KRISTENSEN (1987) a montré que la présence de supports de stylets est un caractère plésiomorphe chez les Echiniscidea ; on peut donc supposer que l'évolution de ces pièces s'est accomplie dans le même sens chez les Arthrotardigrada, d'autant plus que ceux-ci pourraient être les ancêtres de ceux-là. C'est ainsi que dans le cladogramme des Florarctinae (RENAUD-MORNANT, 1987 : 370), *W. intermedius* porteur de supports de stylets et *Ligiarcus* à supports rudimentaires sont placés parmi les genres présentant le plus grand nombre de caractères plésiomorphes, l'évolution des pièces se faisant ici en parallèle avec celle des griffes. Il est bien certain que l'appareil buccal est susceptible d'évoluer selon les possibilités trophiques du milieu et que celles-ci ont infléchi l'évolution des Halechiniscidae. Ceci étant particulièrement évident dans le processus d'acquisition de symbiontes. Ce caractère apomorphe semble lié à la possibilité pour la majorité des Florarctinae de coloniser les sables coralliens connus pour leur pauvreté en nutriments (KRISTENSEN, 1984). Ceci semble en contradiction avec la présence d'associations symbiotiques chez *Fl. acer* n. sp. en provenance de Roscoff, et vivant dans un milieu riche en ressources phytales. Mais il pourrait s'agir dans ce cas d'une réadaptation d'une espèce transfuge, phénomène déjà observé chez des Eutardigrades terrestres recolonisant le milieu marin (HALLAS, 1971 ; CRISP et KRISTENSEN, 1984).

L'étude globale de la morphologie des taxons décrits ici, ainsi que la répartition des espèces de Florarctinae viennent apporter des arguments en faveur de leur origine halechiniscienne. La morphologie des alae pourrait dériver de l'appendice caudal d'*Halechiniscus flabellatus* Grimaldi de Zio *et al.*, 1982, et celle des pédoncules pédieux de ceux des Styraconyxinae analysés par KRISTENSEN et HIGGINS (1984). Nombre de caractères apomorphes constatés chez les Florarctinae sont liés à la conquête des sables coralliens à partir desquels d'importants phénomènes de spéciations ont eu lieu (de nombreuses espèces appartenant à la sous-famille ne sont pas encore décrites ; KRISTENSEN, 1984 ; RENAUD-

MORNANT en prép.). Étant donné le nombre élevé de taxons en provenance de Madagascar et de Nouvelle-Calédonie, et la fréquence des spécimens récoltés aux Chesterfield, ou en Australie malgré le peu de prospections effectuées, il est possible de penser que les radiations évolutives se seraient effectuées à partir de la région indo-pacifique; cette hypothèse est renforcée par la vicariance des espèces malgaches et néo-calédoniennes (RENAUD-MORNANT, 1987), et le faible nombre d'espèces récoltées à Tahiti où la pauvreté en Florarctinae pourrait être due à l'isolement. La colonisation de la Méditerranée et des côtes Atlantique Est aurait pu avoir lieu par cheminement le long des rivages de l'ancienne Téthys. Malheureusement les principaux continents actuels, qui étaient en liaison avec la province néo-calédonienne, avant la fragmentation de la Pangée, n'ont pas encore été suffisamment prospectés pour leur faune de Tardigrades. Des recherches sur ces rivages doivent être accomplies avant que des hypothèses plus poussées puissent être émises.

Remerciements

Les récolteurs du matériel mis à notre disposition sont chaleureusement remerciés : Y. GRELET, R. M. KRISTENSEN et B. THOMASSIN; ainsi que M. N. HELLEOÛËT pour son assistance technique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Les références des descriptions originales se trouvent dans la monographie suivante : RAMAZZOTTI, G., et W. MAUCCI, 1983. — Il phylum Tardigrada. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, **41** : 1-1012.
- CRISP, M., et R. M. KRISTENSEN, 1984. — A new marine interstitial eutardigrade from east Greenland, with comments on habitat and biology. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.*, **144** : 99-114.
- GRIMALDI DE ZIO, S., M. D'ADDABBO GALLO, M. R. MORONE DE LUCIA, R. VACCARELLA et P. GRIMALDI, 1982. — Quattro nuove speci di Halechiniscidea in due grotte sottomarine dell'Italia meridionale (Tardigrada : Heterotardigrada). *Cal. Biol. mar.*, **23** : 415-426.
- HALLAS, T. E., 1971. — Notes on the marine *Hypsibius stenostonus* complex, with a description of a new species (Tardigrada, Macrobiotidae). *Stenstrupia*, **1** : 201-206.
- KRISTENSEN, R. M., 1981. — Sense organs of two marine arthrotardigrades (Heterotardigrada, Tardigrada). *Acta zool., Stockh.*, **62** : 27-41.
- 1984. — On the biology of *Wingstrandarcus corallinus* nov. gen. et sp., with notes on the symbiotic Bacteria in the subfamily Florarctinae (Arthrotardigrada). *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.*, **145** : 201-218.
- 1987. — Generic revision of the Echiniscidea (Heterotardigrada), with a discussion of the origin of the family. In : Biology of Tardigrades. R. BERTOLANI (Ed.). Selected Symposia and Monographs. U. Z. I. Mucci, Modena, **1** : 261-335.
- KRISTENSEN, R. M., et R. P. HIGGINS, 1984. — Revision of *Styraconyx* (Tardigrada, Halechiniscidae), with descriptions of two new species from Diskø Bay, West Greenland. *Smithson. Contr. Zool.*, **391** : 1-40.
- NODA, H., 1987. — A new species of marine Tardigrada of the genus *Florarctus* (Heterotardigrada, Halechiniscidae) from Japan. *Publ. Seto mar. biol. lab.*, **32** : 323-328.

- RENAUD-MORNANT, J., 1967. — Tardigrades de la Baie Saint-Vincent, Nouvelle-Calédonie. *In* : Exp. Fr. Récifs Coral. Nouvelle-Calédonie. Ed. Fondation Singer-Polignac, Paris, **12** : 103-118.
- 1976. — Le genre *Florarctus* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965 en Méditerranée, description de deux espèces nouvelles (Arthrotardigrada). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 369, Zool. 257 : 325-333.
- 1979. — Tardigrades marins de Madagascar. I. Halechiniscidae et Batillipedidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **1**, section A, (2) : 257-277.
- 1982. — Sous-famille et genre nouveaux de Tardigrades marins (Arthrotardigrada). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **4**, section A, (2) : 89-94.
- 1987. — Halechiniscidae nouveaux de sables coralliens tropicaux (Tardigrada, Arthrotardigrada). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **9**, section A, (2) : 353-373.
- VAN DER LAND, J., 1968. — *Florarctus antillensis*, a new tardigrade from the coral sands of Curaçao. *Stud. Fauna Curaçao*, **25** : 140-146.

**On the presence of *Chthonius* (C.) *halberti* Kew
and *Chthonius* (C.) *ressli* Beier in France
with remarks on the status of *Kewochthonius* Chamberlin
and *Neochthonius* Chamberlin
(Arachnida, Chelonethida, Chthoniidae) ¹**

by Mark L. I. JUDSON

Abstract. — BEIER's (1963) record of *Chthonius* (C.) *halberti* Kew from Banyuls-sur-Mer, France, is confirmed. *Chthonius* (C.) *ressli* Beier is recorded from France (La Rochelle : Charente-Maritime) for the first time and is synonymized with *C. (C.) parvulus* Inzaghi from Italy. The validity of *Kewochthonius* Chamberlin and *Neochthonius* Chamberlin is discussed. *Kewochthonius* is synonymized with *Chthonius* (*Chthonius*) C. L. Koch; *Neochthonius* is retained as a valid genus, restricted to North America. An analysis of the position of trichobothrium *est* in *Chthonius* suggests that interspecific differences in trichobothrial positions might be explained by an allometric model of chelal growth.

Résumé. — La présence de *Chthonius* (C.) *halberti* Kew en France (Banyuls-sur-Mer) est confirmée. *Chthonius* (C.) *ressli* Beier est signalée en France pour la première fois. L'espèce *Chthonius* (C.) *parvulus* Inzaghi d'Italie est considérée comme synonyme de *C. (C.) ressi*. La validité de *Kewochthonius* Chamberlin et de *Neochthonius* Chamberlin est discutée. *Kewochthonius* est relégué en synonymie de *Chthonius* (*Chthonius*) C. L. Koch; *Neochthonius* est maintenu au rang de genre, limité à l'Amérique du Nord. L'analyse de l'emplacement de la trichobothrie *est* dans *Chthonius* suggère qu'un modèle allométrique de croissance de la pince peut être employé pour expliquer les différences interspécifiques des positions trichobothriales.

M. L. I. JUDSON, *Department of Pure and Applied Biology, University of Leeds, Leeds, LS2 9JT, England.*

The genera *Kewochthonius* and *Neochthonius* were created by CHAMBERLIN (1929) for *Chthonius halberti* Kew (from England and Ireland) and *N. stanfordianus* Chamberlin (from California) respectively. At the time he noted that they might prove to be synonymous. Since then, these two genera have been a source of confusion and nomenclatural instability.

BEIER (1931) synonymized the two genera, giving *Neochthonius* priority and reducing it to a subgenus of *Chthonius* C. L. Koch. HOFF (1951) accepted this synonymy, but gave *Kewochthonius* priority — following CHAMBERLIN's (1929) expressed intention — and returned it to generic status. The type species of *Kewochthonius* and *Neochthonius* were subsequently

1. Paper presented at tenth Colloque européen d'Arachnologie, Rennes, 1987.

revised by MUCHMORE (1968, 1969) who concluded that both genera were valid. MAHNERT (1974) returned *Kewochthonius* to subgeneric status under *Chthonius* and suggested that all of the European species which had been assigned to *Neochthonius* should be transferred to *Kewochthonius*. However, GARDINI (1977) followed BEIER in regarding *Neochthonius* as a subgenus of *Chthonius* with priority over *Kewochthonius*. The situation has been further confused by LECLERC's (1983) proposal to limit *Kewochthonius* to the type species and transfer all of the remaining species to *Neochthonius*.

During work on material of *Chthonius* (*K.*) *halberti* and *Chthonius* (*C.*) *ressli* Beier from France it became clear that *Chthonius* and *Kewochthonius* were more closely related than one would suppose from the literature. In order to reassess the relationships of these taxa, specimens of *Neochthonius stanfordianus* (U.S.A., California, Riverside County, Cajalco, K. W. COOPER leg., 18 February 1968; WM 1567) have also been studied.

STATUS OF *Neochthonius*

MUCHMORE (1963) separated *Neochthonius* from *Kewochthonius* on the basis of the arrangement of the coxal spines. In *Kewochthonius*, the spines are arranged in "bristle-like patches", whereas in *Neochthonius* they form a "row of nearly equally-pinnate blades". He also noted that the spines of *Neochthonius* are relatively large and have longer pinnules than those of *Kewochthonius*.

The coxal spines of *Kewochthonius* are similar in form and arrangement to those of *Chthonius*. Examination of the spines of *Chthonius* (*C.*) *ischmocheles* and *N. stanfordianus* by scanning electron microscopy confirms the differences between the two types of spines (figs. 1 and 2).

Neochthonius also appears to differ from *Chthonius* (*s.st.*) and *Kewochthonius* in the form of the female genitalia. In *Chthonius* and *Kewochthonius* the lateral apodeme frame is complete (LEGG, 1975; pers. obs.); in *Neochthonius* the frame is incomplete (fig. 10), resembling that of *Chthonius* (*Ephippiochthonius*) species.

I therefore follow MUCHMORE's (1969) interpretation of *Neochthonius* which includes three species — *N. stanfordianus* Chamberlin, *N. troglodytes* Muchmore and *N. amplius* (Schuster) — all from California.

STATUS OF *Kewochthonius*

Kewochthonius is separated from *Chthonius* by the form of the teeth of the chela: in *Kewochthonius* the teeth are rounded and contiguous, whereas in *Chthonius* they are triangular and spaced, at least for part of their length. However, several *Chthonius* species have been described with an intermediate dentition, both types of teeth being present (e.g. *C. (C.) ressi*, fig. 9). This has led to a rather arbitrary division of the two groups, reflected by the problematic positions of *Chthonius pygmaeus* Beier and *C. strinatii* Mahnert (MAHNERT, 1975, 1979).

LECLERC (1983) introduced a second character — the position of trichobothrium *est* on the fixed finger — to distinguish *Kewochthonius*/*Neochthonius* from *Chthonius*. In *Neochthonius* and *Kewochthonius*, *est* is situated more proximally than in *Chthonius*. LECLERC quantified this



FIGS. 1-2. — 1, *Chthonius (C.) ischnocheles* (Hermann), coxal spines of right coxa II; 2, *Neochthonius stanfordianus* Chamberlin, coxal spines of left coxa II. (Scale lines equal 0.01 mm.)

difference by the use of a ratio, a , defined as the distance from *est* to the tip of the fixed finger divided by the distance from *est* to *ist*. His analysis of a large number of species of *Kewochthonius*, *Neochthonius* and *Chthonius* suggested that in *Chthonius*, a is less than 0.79, whereas in *Kewochthonius*/*Neochthonius*, a is greater than 0.80.

My own analysis of a data set similar to that used by LECLERC, using published figures and measurements of 52 species of *Chthonius* (*s.st.*) and *Kewochthonius* (*sensu* MUCHMORE), indicates an allometric relationship between a and absolute finger length¹. A log-log plot of a against the length of the moveable finger (approximately the same length as the fixed finger) gives a good approximation to a straight line, with a decreasing as finger length increases (fig. 3). This is due to the positive allometric growth of the fixed finger proximad of *ist* relative to the region distad of this trichobothrium (the negative slope of the plot is an artefact caused by the use of the ratio instead of the absolute distance between *ist* and the fingertip).

Ontogenetic allometry of the chelal fingers has been demonstrated by several authors, notably VACHON (1943), MORIKAWA (1962), GABBUTT (1969, 1972) and MAHNERT (1981), in a variety of pseudoscorpion species. In all of these studies it was found that most of the growth

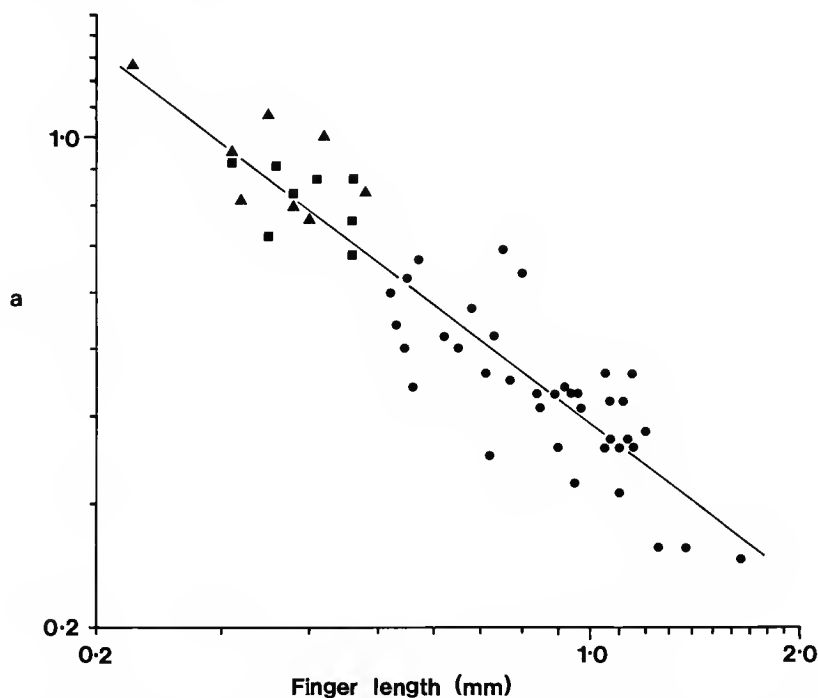


FIG. 3. — Plot of ratio a against length of moveable finger (log scales) in adults of *Chthonius* (*s. st.*) (species of *subterraneus* group excluded) and '*Kewochthonius*': circles, *Chthonius* species; squares, intermediate species; triangles, '*Kewochthonius*' species. Equation of regression line, $y = 0.39x^{0.17}$. See text for explanation.

1. Species of the *subterraneus* group have been excluded due to the strong curvature of their chelal fingers which makes comparable measurements difficult.

occured in the proximal region of the fingers. GABBUTT (1969, 1972) used the differential ontogenetic growth of the fingers of a number of neobisiids and chernetids to account for interspecific and intergeneric differences in the trichobothrial positions of the adults. MORIKAWA (1962) showed that there was little growth distad of *est* during the development of *Allochthonius opticus* (Ellingsen), the only chthoniid in which the growth of the fingers has been studied.

LECLERC (1983) seems to have been aware of the relationship between size and the relative position of *ist*. Noting that the adult of '*Neochthonius*' *chamberlini* is barely larger than the deutonymph, he stated: "On se trouve donc en présence d'une espèce ayant atteint sa taille d'adulte dès le stade deutonymphal ou dont la croissance est bloquée à ce stade (neoteny?)" and that: "Cela pourrait expliquer, d'une part la petite taille des espèces de [*Neochthonius* and *Kewochthonius*] et, d'autre part, la position proximale des trichobothries *it* et *est* car on peut remarquer que le rapport *a* est "Neochthonien" pour les deutonymphes du genre *Chthonius*; ce n'est qu'aux stades ultérieurs que sa valeur décroît".

Unfortunately our knowledge of the relationships and ontogeny of the chthoniini are too meagre to permit such analyses of the polarity of size to be carried out. I have assumed that an increase in finger length has occurred merely because this is more parsimonious than invoking neoteny.

The dentition of the fingers may also be size dependant, at least in part. Smaller ('*Kewochthonius*') species have closely spaced teeth, whereas larger ('*Chthonius*') species generally have more widely spaced teeth. Species intermediate between *Kewochthonius* and *Chthonius* in their *a* values usually have an intermediate form of dentition (e.g. *C. hungaricus* Beier, *C. pygmaeus* Beier, *C. ressi* Beier, *C. strinati* Mahnert, *C. submontanus* Beier, and *C. thessalus* Mahnert). This would be expected if finger length increases without a 'compensatory' increase in the number (or size) of teeth. There are, however, some exceptions to this trend: a few species with long fingers also have a large number of closely spaced teeth (e.g. *Chthonius* (*C.*) *italicus* Beier).

Neither the dentition of the fingers nor the ratio *a* can be reliably used to distinguish *Kewochthonius* from *Chthonius* and both characters appear to be size related. *Kewochthonius* Chamberlin is reduced here to a junior subjective synonym of *Chthonius* (*s.st.*) (n. syn.).

The following species are here transferred to *Chthonius* (*Chthonius*):

Chthonius halberti Kew, 1916 (see below).

C. (Neochthonius) alpicola Beier, 1931.

C. (N.) caprai Gardini, 1977.

C. (N.) graecus Beier, 1963.

C. (N.) ilvensis Beier, 1963.

C. (N.) jonicus Beier, 1931 (*C. (Kewochthonius) jonicus*, Mahnert, 1974; *C. (N.) jonicus*, Mahnert, 1979, 1982).

C. (N.) karamanius Hadzi, 1937.

C. (N.) shulovi Beier, 1963.

C. (N.) tauricus Beier, 1963.

Neochthonius chamberlini Leclerc, 1983, n. comb.

N. leoi Callaini, 1988, n. comb.

N. mauritanicus Callaini, 1988, n. comb.

N. paludis Chamberlin, 1929 (*C. (N.) paludis*, Beier, 1932; *Kewochthonius paludis* (syn. *C. (C.) pearsi* Hoff), Hoff, 1951), n. comb.

Two other species previously placed in *Chthonius* (*Neochthonius*) — *Chthonius* (*Mundochthonius*) *shelkovnikovi* Redikorzev, 1930 (BEIER, 1932) and *C. (N.) pygmaeus* Beier, 1934 — have been transferred to *Chthonius* (s.st.) by SCHAWALLER (1983) and MAHNERT (1979) respectively.

This leaves a single species, *Kewochthonius spingolus* Schuster, 1962, from California, of uncertain taxonomic affinities. Judging from SCHUSTER's description and figures, it probably belongs to *Chthonius* (*Hesperochthonius*) Muchmore, but a reexamination of the types will be necessary for the correct placement of this species.

***Chthonius* (*Chthonius*) *halberti* Kew, comb. rev.**

(Fig. 11)

Chthonius halberti Kew, 1916 : 76-77, fig. 3.

Kewochthonius halberti; CHAMBERLIN, 1929 : 65-66; MUCHMORE, 1968 : 71-75, figs. 1-3; LEGG and JONES, 1988 : 56-58, figs 9A, 9B a-e.

Kewochthonius cf. *halberti*; LECLERC, 1983 : 49-50.

Chthonius (*Neochthonius*) *halberti*; BEIER, 1932 : 46; 1963: 20-21, fig. 13.

MATERIAL EXAMINED : 1 ♂ "France, Banyuls-sur-Mer, Plage du Troque, L. FAGE leg., M. VACHON det." (mounted on two slides MNHN Paris).

DESCRIPTION OF MALE

Carapace as long as broad; epistome well developed, dentate, but not "fast halbkreisformig" (BEIER, 1963 : 20); one pair of small anterior eyes visible; setae 4 : 6 : 4 : 2 : 6 (22), setae in posterior row of equal length.

Tergal setae 4 : 4 : 6 : 6 : 8 : 8 : 8 : 6 : 4 : 6 : 0.

Sternal setae 9 : mm22mm (5-6 along sides of notch) : mm6mm : 10 : 10 : 9 : 10 : 10 : 7 : 8 : 2.

Coxal setae P 2 (on manducatory process) + 3; I mmm + 3; II 4 (10-12 spines); III 6 (4 spines); IV 7; intercoxal tubercle bisetose.

Chelicera — fixed finger with 2 large, apical teeth and 5 small basal teeth; moveable finger with 1 isolated, distal tooth plus 1 large and 3 small basal teeth; spinneret a distinct tubercle; hand with 5 setae; *gs* present on moveable finger; flagellum with 10 blades.

Palp — chela as figured by BEIER (1963 : fig. 13) except that the teeth do not form a lamella on either finger; fixed finger with about 63, moveable finger with about 53, contiguous, rounded teeth, decreasing in size proximally.

Leg IV setae 3 : 8 : 10 : 9; basitarsus TS 0.35, telotarsus TS 0.33.

Measurements (in mm) (ratios in parentheses) : body 1.1; carapace 0.36 × 0.34 (1.0); palp — femur 0.35 × ?, tibia 0.14 × ?, moveable finger 0.35; leg IV — basifemur 0.14 × 0.12 (1.2), telofemur 0.19 × 0.11 (1.7), tibia 0.18 × 0.05 (3.4), basitarsus 0.09 × 0.04 (2.2), telotarsus 0.15 × 0.03 (5.5).

This is almost certainly the specimen examined by BEIER (1963) for his redescription of *C. halberti*. Unfortunately, the palps have subsequently been crushed. MUCHMORE (1968) noted that the types of *C. halberti* differed from BEIER's (1963) description in the form of the chelal teeth and the epistome. These differences are due to errors in BEIER's description; the French specimen agrees well with MUCHMORE's description. The only apparent differences are in the TS ratios of the tarsi of leg IV which are slightly higher than the values given for the males from Ireland (basitarsus 0.38-0.42, telotarsus 0.40-0.42), though they fall within the range given for the females from England.

The apparently disjunct distribution of *Chthonius halberti* is probably due to its having been overlooked elsewhere; LEGG and JONES (1988) note that efforts to find it at the two known British localities have been unsuccessful. MAHNERT (pers. comm.) has collected it from a second French locality, 'Côte d'Azur, Beauvallon-sur-Mer, algae at sea-shore, 23 August 1979'.

***Chthonius (Chthonius) resslī* Beier**

(Fig. 4-9)

Chthonius (C.) resslī Beier, 1956 : 24-25, fig. 1 (p. 32); 1963 : 32.

Chthonius (C.) parvulus Inzaghi, 1981 : 67-72, figs. 1-11; n. syn.

MATERIAL EXAMINED : holotype ♂ of *C. resslī* 'Niederösterreich, Purgstall, 20.10.1954, F. RESSL leg.' (Naturhistorisches Museum Wien); 1 ♂, 1 ♀, France, Charente-Maritime, La Rochelle, Parc Moulin des Pères(?), under stones beneath trees, August 1980, M. JUDSON leg. (MNHN, Paris).

DESCRIPTION OF FRENCH MATERIAL (♀ in parentheses)

Carapace about as long as broad; epistome large, dentate, denticulation extending along anterior margin; eyes difficult to see, but apparently with a weak pair of anterior eyes; setae 4 : 6 : 4 : 2 : 4 (20), lateral setae of posterior row shorter than the median setae.

Tergal chaetotaxy 4 : 4 : 4 : 4 : 6 : 6 : 6 : 6 : 1T2T1 : 4 : 1T2T1 : 0.

Sternal chaetotaxy 9 : ♂ mm23mm (6 setae along either side of notch) (♀ mm7mm) : mm7mm : m6m : m4m : m4m : s4s : 6 : 2T1T2 : 1T2T1 : 0.

Genitalia — ♂ typical, *ejca* relatively large; ♀ with lateral apodeme frame complete.

Coxal setae P 2 + 3; I mmm + 3; II 4 (7-8 spines); III 4 (2-3 spines); IV 7; intercoxal tubercle bisetose.

Chelicera — fixed finger with 9-11 teeth; moveable finger with 1 isolated, distal tooth and 9-10 basal teeth; galea a low tubercle; hand with 6 setae; serrula exterior composed of 13 blades.

Palp — setae of femur 5 : 2 : 5-6 : 3 : 1; setae of hand 4 posterior, 7 median and 4 anterior; fixed finger with 43 (40) teeth, moveable finger with 38 (36) teeth; sensorium of moveable finger opposite 11th (16th) tooth from base; *a* = 0.92 (0.91).

Leg I setae femur 9-10 (10); tibia 8; basitarsus 12.

Leg IV setae (basifemur to basitarsus) 3 : 7 : 10 : 9; basitarsus TS 0.36 (0.35); telotarsus TS 0.30 (0.28).

Measurements (in mm) (ratios in parentheses) : MALE : body length 0.85; carapace 0.29×0.27 ; palp — femur 0.31×0.06 (4.9), tibia 0.14×0.08 (1.8), hand 0.16×0.10 (1.7), chela length 0.47 (4.9), moveable finger length 0.31 ($2.0 \times$ hand); leg I — femur 0.17×0.04 (4.1), tibia 0.09×0.04 (2.4), basitarsus 0.10×0.03 (3.3), telotarsus 0.20×0.03 (7.8); leg IV — femur (total) 0.27×0.11 (2.3), tibia 0.18×0.05 (3.5), basitarsus 0.09×0.04 (2.3), telotarsus 0.19×0.03 (7.4). — FEMALE : body length 1.0; carapace 0.29×0.30 ; palp — femur 0.35×0.08 (4.3), tibia 0.16×0.09 (1.8), hand 0.19×0.12 (1.6), chela length 0.53 (4.5), moveable finger length 0.36 ($1.9 \times$ hand); leg I — femur 0.19×0.05 (4.2), tibia 0.09×0.04 (2.1), basitarsus 0.10×0.03 (3.1), telotarsus 0.22×0.03 (8.6); leg IV — femur (total) 0.29×0.13 (2.3), tibia 0.20×0.06 (3.6), basitarsus 0.10×0.04 (2.4), telotarsus 0.20×0.03 (7.5).

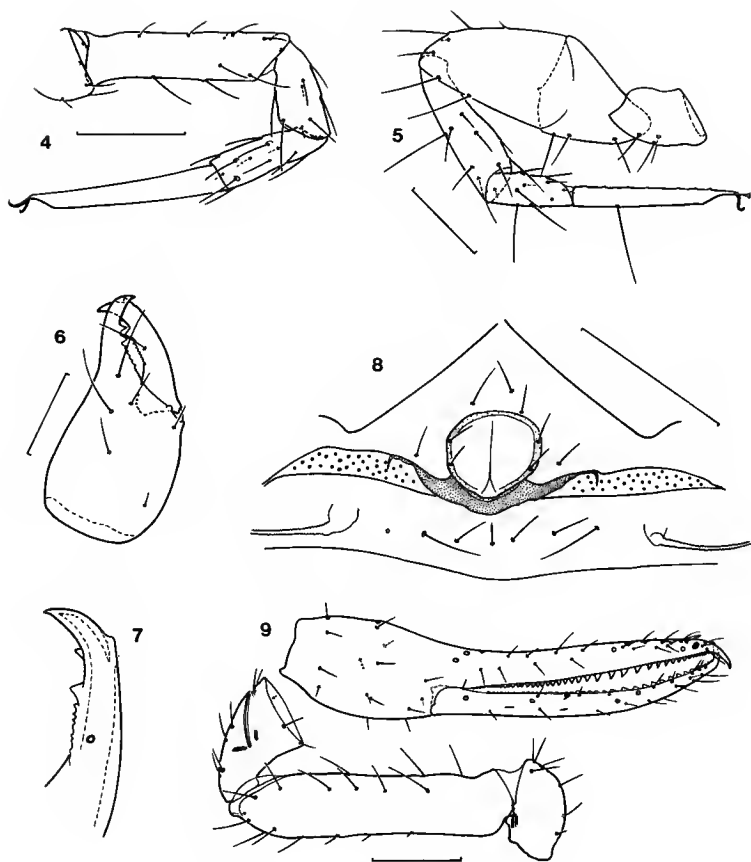
Examination of the holotype of *C. ressl*i reveals two errors in BEIER's original description (1956, repeated 1963). Although the specimen is in poor condition (right chela and tibia lost, body covered in small crystals), it is clear that the teeth of the chela do not form a lamella and that the chaetotaxy of the tergites is normal (tergite IV with 4 setae, not 6 as stated by BEIER). The following details can be added to BEIER's description : palp — femur 0.33×0.08 (4.2), hand 0.17×0.10 (1.7), moveable finger 0.35 ($2.0 \times$ hand), chela 0.51 (5.0); dentition as described above for French specimens; leg IV — basitarsus TS 0.36, telotarsus TS 0.28.

With these corrections it becomes apparent that *Chthonius parvulus* Inzaghi (types from Italy, Bergamo; subsequently collected at Emilia, Besenzone, PC, 17 June 1979, S. INZAGHI leg.) is a junior subjective synonym of *C. ressl*i Beier. The only difference between INZAGHI's (1981) description and the specimens examined here lies in the development of the eyes. INZAGHI described the eyes of *C. parvulus* as "anterior con lenti... posteriori ridotti a macchie oculari" which contrasts with the poorly developed (possibly absent) eyes of *C. ressl*i specimens from Austria and France. This may simply be due to the state of preservation of the different collections. Given the close agreement between all other characters, it seems reasonable to conclude that the two species are synonymous.

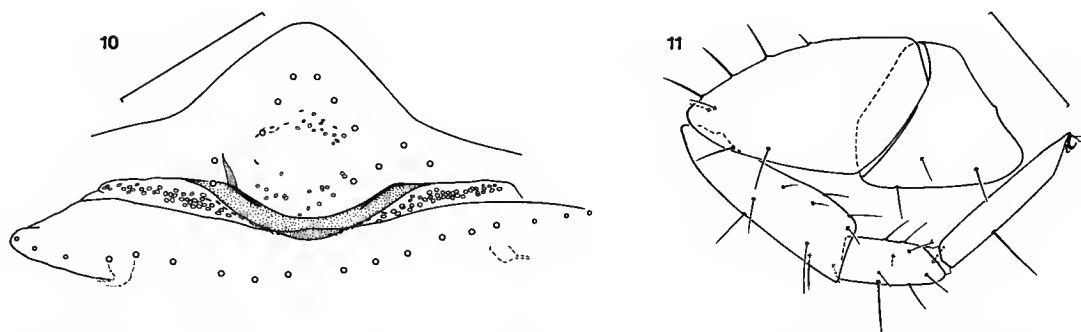
*Chthonius ressl*i is very similar to *Chthonius* (*C.*) *strinatii* Mahnert, 1975, from a cave in Greece. The female of *C. strinatii* can be distinguished from that of *C. ressl*i by the absence of contiguous teeth at the tip of the fixed finger, the lower number of chelal teeth (fixed finger with 32, moveable finger with 30 in *strinatii*) and by the relatively shorter fingers of the chela ($1.52 - 1.54 \times$ hand in *strinatii*).

Acknowledgements

I am indebted to Dr J. HEURTAULT for her courtesy and help during my visits to the MNHN; to Dr W. B. MUCHMORE for the loan of *Neochthonius* specimens and helpful criticism of a draft of this paper; to Dr V. MAHNERT for his comments on the paper and providing a second record of *Chthonius halberti* from France; to Dr P. D. GABBUTT for his criticism of the first draft; to Dr J. GRUBER for the loan of the holotype of *C. ressl*i; and to Mr S. INZAGHI for the second Italian record of *C. ressl*i. Statistical assistance was kindly provided by Miss J. M. GAL. My thanks are also due to Dr R. A. BAKER and the University of Leeds for the award of a travel bursary which enabled me to attend the tenth Colloque Européen d'Arachnologie in Rennes.



FIGS. 4-9. — *Chthonius ressi* Beier, female (La Rochelle) : 4, right leg I; 5, right leg IV; 6, right chelicera; 7, moveable finger of chelicera (male); 8, genitalia; 9, left palp. (Scale lines equal 0.1 mm.)



FIGS. 10-11. — 10, *Neochthonius stanfordianus* Chamberlin, female genitalia; 11, *Chthonius halberti* Kew (Banyul-sur-Mer), right leg IV, male. (Scale lines equal 0.1 mm.)

REFERENCES

- BEIER, M., 1931. — Zur Kenntnis der Chthoniiden (Pseudoscorpione). *Zool. Anz.*, **93** : 49-56.
- 1932. — Pseudoscorpionidea I. Subord. Chthoniinea et Neobisiinea. In : Das Tierreich. Walter de Gruyter & Co., Berlin and Leipzig. **58** : 258 p.
- 1951. — Zur Kenntnis der ostalpien Chthoniiden (Pseudoscorp.). *Ent. NachrBl. österr. schweiz. Ent.*, **3** : 163-166.
- 1956. — Bemerkenswerte Pseudoscorpioniden-Funde aus Niederösterreich. *Ent. NachrBl. österr. schweiz. Ent.*, **8** : 24-25, 32.
- 1963. — Ordnung Pseudoscorpionidea (Afterkorpione). In : Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. Akademie-Verlag, Berlin. **1** : 313 p.
- CHAMBERLIN, J. C., 1929. — A synoptic classification of the false scorpions or chela spinners, with a report on a cosmopolitan collection of the same. Part I. The Heterosphyronida (Chthoniidae) (Arachnida, Chelonethida). *Annls Mag. nat. Hist.*, ser. 10, **4** : 50-80.
- GABBUTT, P. D., 1969. — Chelal growth in pseudoscorpions. *J. Zool. Lond.*, **157** : 413-427.
- 1972. — Differences in the disposition of trichobothria in the Chernetidae (Pseudoscorpiones). *J. Zool.*, London, **167** : 1-13.
- GABBUTT, P. D., and M. VACHON, 1963. — The external morphology and life history of the pseudoscorpion *Chthonius ischnocheles* (Hermann). *Proc. zool. Soc. Lond.*, **140** : 75-98.
- GARDINI, G., 1977. — *Chthonius (Neochthonius) caprai* n. sp. della Liguria orientale. *Memorie Soc. ent. ital.*, **55** (1976) : 216-222.
- HOFF, C. C., 1951. — New species and records of chthoniid Pseudoscorpions. *Am. Mus. Novit.*, **1483** : 1-13.
- INZAGHI, S., 1981. — Pseudoscorpioni raccolti dal Sig. M. Valle in nidi di *Talpa europea* L. nella provincia di Bergamo con descrizione di una nuova specie del gen. *Chthonius* C. L. Koch. *Boll. Soc. ent. ital.*, Genova, **113** : 67-73.
- LECLERC, P., 1983. — *Neochthonius chamberlini* espèce nouvelle du sud de la France (Arachnides, Pseudoscorpions). *Rev. arachnol.*, **5** : 45-53.
- LEGG, G., 1975. — The genitalia and associated glands of five British species belonging to the family Chthoniidae (Pseudoscorpiones : Arachnida). *J. Zool.*, London, **177** : 99-121.
- LEGG, G., and R. E. JONES, 1988. — Pseudoscorpions (Arthropoda; Arachnida). *Synopses of the British fauna*, no. 40 : vi + 159 pp. Linnean Society of London/Estuarine and brackish-water sciences Association.
- MAHNERT, V., 1974. — Einige Pseudoskorpione aus Israel. *Rev. suisse Zool.*, **81** : 377-386.
- 1975. — Griechische Höhlenpseudoskorpione. *Rev. suisse Zool.*, **82** : 169-184.
- 1979. — Pseudoskorpione (Arachnida) aus Höhlen Griechenlands insbesondere Kretas. *Archs Sci.*, Genève, **32** : 213-233.
- 1981. — Sigles trichobothriaux chez les pseudoscorpions. *Memorie Soc. tosc. Sci. nat.*, ser. B, **88** (suppl.) : 185-192.
- MORIKAWA, K., 1962. — Ecological and some biological notes on Japanese pseudoscorpions. *Mem. Ehime Univ.*, (Biol.), **4** : 417-435.
- MUCHMORE, W. B., 1968. — Redescription of the Type Species of the Pseudoscorpion genus *Kewochthonius* Chamberlin. *Ent. News*, **79** : 71-76.
- 1969. — The Pseudoscorpion genus *Neochthonius* Chamberlin (Arachnida, Chelonethida, Chthoniidae) with description of a cavernicolous species. *Am. Midl. Nat.*, **81** : 387-394.

- SCHAWALLER, W., 1983. — Pseudoskorpione aus dem Kaukasus (Arachnida). *Stuttg. Beitr. Naturk.*, ser. A, **362** : 1-24.
- VACHON, M., 1943. — L'allongement des doigts des pinces au cours du développement post-embryonnaire chez *Chelifer cancroides* L. (Pseudoscorpions). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. 2, **15** : 299-302.

Révision des Stemmiulides : espèces nouvelles et peu connues d'Afrique (Myriapoda, Diplopoda)

par Jean-Paul MAURIÈS

Résumé. — Pour la première fois, la quasi-totalité des Stemmiulides sont regroupés dans un seul genre : *Stemmiulus*. Onze espèces nouvelles d'Afrique, réparties provisoirement dans trois sous-genres, sont décrites : *Stemmiulus* (5), *Diopsiulus* (3), *Netthoiulus* (3). Les caractères femelles de quatorze espèces ouest-africaines du sous-genre *Diopsiulus* sont figurés.

Abstract. — For the first time, nearly all Stemmiulids are considered as belonging to a single genus, *Stemmiulus*. 11 new african species, distributed in three subgenera (5 *Stemmiulus*, 3 *Diopsiulus*, 3 *Netthoiulus*) are described. Female characters are given for 14 west-african already known species of the subgenus *Diopsiulus*.

J.-P. MAURIÈS, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

Les Stemmiulides, petit groupe de Diplopodes et groupe-frère présumé des Craspédosomides-Chordeumides (majoritairement holarctiques et néarctiques), ont une répartition pantropicale. Ils sont représentés par une centaine d'espèces presque toutes rassemblées traditionnellement dans trois genres (*Stemmiulus*, *Prostemmiulus*, *Diopsiulus*).

L'auteur de la présente note poursuit, dans la perspective d'une analyse cladistique globale du groupe destinée à évaluer la validité des genres existants et à tirer des renseignements biogéographiques en rapport avec la répartition tripolaire (Amérique, Afrique, Indo-pacifique) du groupe, une révision déjà ébauchée en de précédentes notes (DEMANGE & MAURIÈS, 1975 ; MAURIÈS, 1979, 1984, 1985).

Le matériel étudié ici, exclusivement africain, comprend, outre les femelles de quatorze espèces ouest-africaines déjà décrites, onze espèces nouvelles ; il provient de différentes collections et appartient aux institutions suivantes :

Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France) : matériaux collectés par P. BERON (Nigeria), M. LAMOTTE (Cameroun), P. LAVELLE (Côte d'Ivoire), J. P. MAURIÈS & L. MEUNIER (Sénégal).

Musée Royal de l'Afrique Centrale (Tervuren, Belgique) : coll. R. P. M. LEJEUNE (Zaïre : Nord-Kivu), coll. L. BERGER, N. LELEUP & J. DEBECKER (Tanzanie : Mts Uluguru), coll. K. M. HOWELL (Tanzanie).

Zoologisk Museum (Copenhague, Danemark) : coll. STOLTZE & SCHARFF (Tanzanie : Mts Uluguru, Uzundwe et Usambara) et coll. H. ENGHOFF, O. HOMBOLDT & O. MARTIN (Tanzanie : Mts Usambara).

Je remercie les personnes qui, à divers titres (collecteurs, curators, etc.), m'ont aidé à rassembler ce matériel et notamment MM. P. L. G. BENOIT (Tervuren), P. BERON (Sofia), H. ENGHOFF (Copenhague), J. J. GEOFFROY (Paris), R. L. HOFFMAN (Radford), M. LAMOTTE (Paris), L. MEUNIER (Kaolack). J'associe à cet hommage l'auteur des nombreux dessins de cette note, M^{me} Michèle BERTONCINI (MNHN Paris).

VALEUR SYSTÉMATIQUE DES STRUCTURES SEXUELLES DES FEMELLES

Dans deux notes précédentes consacrées aux Stemmiulides (MAURIÈS, 1979 et 1984), j'avais formulé l'espoir de voir les caractères relevés sur les femelles suppléer ou compléter ceux, trop monotones, relevés sur les gonopodes des mâles, et regretté que malheureusement ces structures ne soient connues que chez un nombre trop infime d'espèces. Il me semblait en effet à ce moment-là qu'il deviendrait possible un jour de faire intervenir utilement ces caractères dans la systématique des Stemmiulides. Deux grands types de structure, connus d'ailleurs depuis les travaux de CARL (1914), SILVESTRI (1916), puis CARL (1936 et 1941), étaient observées dans ce sous-ordre :

- les vulves à réceptacles séminaux intravulvaires ;
- les vulves à réceptacles séminaux extravulvaires (infrasternaux aux P.3).

Ces deux types paraissaient en corrélation avec la répartition géographique, le dernier type n'ayant été trouvé que chez les formes américaines et asiatiques, tandis que le premier était prédominant chez des formes africaines.

Mais les progrès dans nos connaissances des structures des femelles ne confirment pas ce dualisme, bien au contraire. Ainsi, en 1984, j'ai eu l'occasion de décrire deux espèces de l'Amazonie que j'avais rangées dans le genre *Prostemmiulus* (que je considère aujourd'hui tout au plus comme sous-genre), et qui présentaient chacune l'un des deux types : les femelles de *P. adisi* présentent des réceptacles séminaux extravulvaires, tandis que chez celles de *P. amazonicus* les réceptacles sont intravulvaires. De même, parmi les spécimens (exclusivement africains) étudiés plus loin, se trouvent des espèces qui présentent des structures extravulvaires similaires à celles observées chez les formes américaines et asiatiques et qui sont signalées pour la première fois sur des Stemmiulides africains ; c'est le cas de *albicephalus* et *uluguruensis*, de Tanzanie, et d'une espèce non identifiée (sp. n° 1) du Cameroun.

En outre, il apparaît nettement que les structures observées sur les femelles ne présentent aucune corrélation apparente avec les types de structure des gonopodes. Par exemple, dans le groupe homogène formé par les espèces qui présentent des gonopodes du type de *D. lacustris* Hoffman, 1977, on observe les deux grands types de structures vulvaires : *albicephalus* et *uluguruensis* ont des réceptacles extravulvaires tandis que *jocquei*, *kivuensis* et *lejeunei* ont des réceptacles intravulvaires.

Ainsi, les caractères relevés sur les femelles, pas plus que ceux relevés sur les mâles, et les caractères non sexuels ne laissent apparaître aucune possibilité d'utilisation commode et simple dans la systématique des Stemmiulides. Ceci renforce les réserves déjà exprimées (MAURIÈS,

1979) à propos de la validité de la plupart des caractères ayant servi à définir les genres. En conséquence, il ne paraît pas correct de séparer, par une quelconque coupe taxonomique de rang générique, les espèces américaines, les espèces africaines et les espèces de la région indo-malaise. A mes yeux aujourd'hui, la quasi-totalité des espèces de Stemmiulides appartiennent à un seul genre. C'est pourquoi les espèces décrites ci-après sont toutes classées dans le genre *Stemmiulus*, démarche que n'aurait pas désavouée CARL (1914). Provisoirement, je conserve ici, pour y placer les formes africaines qui sont l'objet de cette note, *Diopsiulus* et *Nethoiulus* au rang de sous-genres de *Stemmiulus*.

CARACTÉRISATION PROVISOIRE
ET CONTENU DES TROIS SOUS-GENRES AFRICAINS DE *Stemmiulus*

1. *Stemmiulus*

Bien que les gonopodes de l'espèce-type (*bioculatus* Gervais & Goudot, 1844, de Colombie) ne soient pas connus, le sous-genre peut être caractérisé par les gonopodes d'autres espèces colombiennes dont l'angiocoxite est orné, disto-latéralement, d'une expansion le plus souvent triangulaire qui lui donne une silhouette caractéristique. Ce type de gonopodes (qui est nettement prédominant en Amérique et seul représenté chez les formes du sud de l'Inde et du Sri Lanka) ne figurait pas dans le tableau de caractérisation des Stemmiulides africains de DEMANGE & MAURIÈS (1975), car il n'avait pas encore été trouvé en Afrique; *calcarifer*, qui semble s'y rattacher, n'avait pas été reconnu comme tel par ces auteurs. Il a fallu attendre HOFFMAN (1977) pour attirer l'attention sur une espèce (*lacustris*, du Ruanda) qui présentait ce type de gonopodes. Depuis, une deuxième espèce a été trouvée au Malawi (*jocquei* Mauriès, 1985) et je décris ci-après cinq espèces du Cameroun, du Zaïre et de Tanzanie, ce qui porte à huit le nombre d'espèces africaines pouvant être regroupées dans le sous-genre *Stemmiulus*.

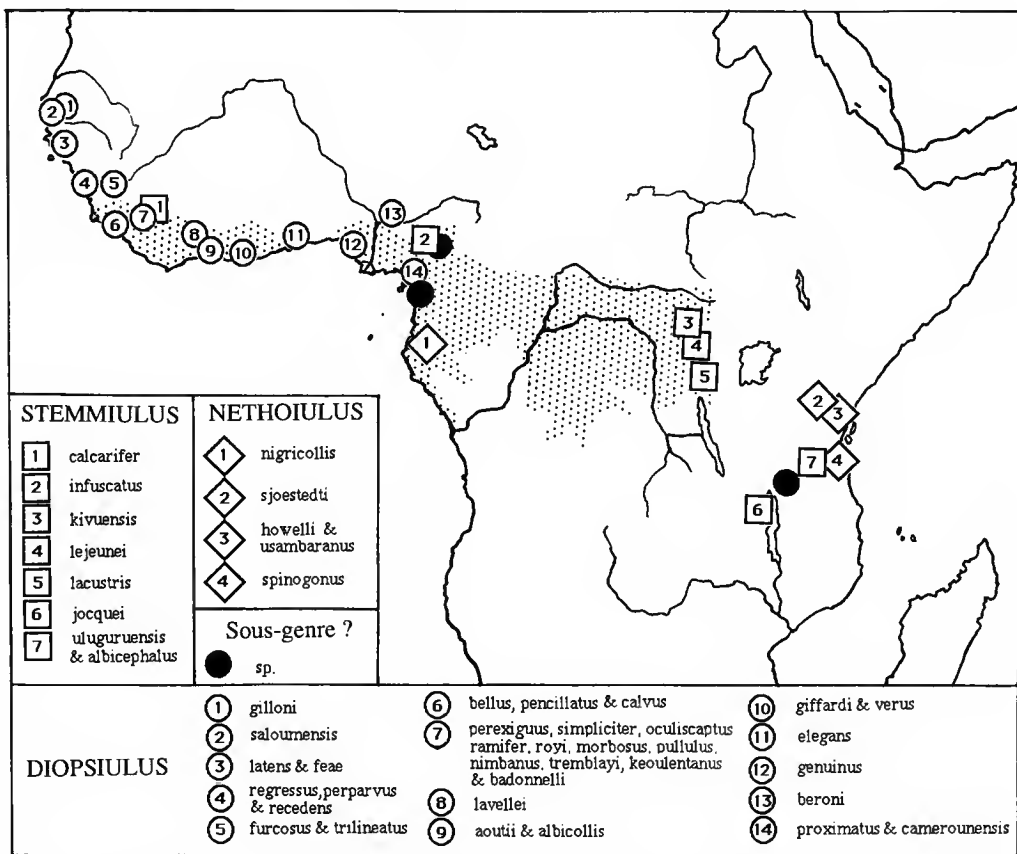
2. *Nethoiulus* (espèce-type : *sjoestedti* Attems, 1909, du Kilimandjaro)

Ce sous-genre a été créé par BRÖLEMANN (1920) sur la base d'une observation insuffisante des paragonopodes qui, en fait, ne se distinguent pas fondamentalement de ceux des autres Stemmiulides. Cependant, il est possible de regrouper, provisoirement, dans ce sous-genre, quelques espèces qui présentent des gonopodes très semblables, par leur silhouette, à ceux des *Stemmiulus* s.s., mais s'en distinguent par une plus grande complexité des parties distales des gonopodes (notamment des colpocoxites), mais surtout par l'existence, médialement, d'un volumineux syncolpocoxite impair situé caudalement. A ce groupe, outre l'espèce-type, je rattache ici *nigricollis* Mauriès, 1969, du Gabon et trois espèces de Tanzanie décrites ci-après.

3. *Diopsiulus* (espèce-type : *bellus* Cook, 1895, du Libéria)

Ce sous-genre fut créé par SILVESTRI (1897) sur la base de caractères de morphologie externe sans aucune valeur a priori (voir MAURIÈS, 1979). Nous ne le conservons ici que pour regrouper la majorité des espèces africaines pouvant se caractériser par leurs gonopodes qui apparaissent comme simplifiés par rapport à ceux des deux autres sous-genres, notamment par l'absence d'expansion disto-latérale à l'angiocoxite. Cet ensemble apparemment hétérogène

correspond aux vingt-quatre espèces présentant des gonopodes des types A, B, C et E du tableau de caractérisation de DEMANGE & MAURIÈS (1975), auxquelles viennent s'ajouter : *aoutii* et *albicollis* Demange & Mauriès, 1975a ; *gilloni* et *schiotzæ* Mauriès, 1979 ; trois espèces nouvelles, décrites ci-après, du Sénégal, de Côte d'Ivoire et du Nigeria. Géographiquement, les espèces de ce « sous-genre » n'occupent que la partie occidentale de l'Afrique, du Sénégal au Nigeria (voir carte).



CARTE 1. — Répartition en Afrique des sous-genres provisoires et des espèces du genre *Stemmiulus* ; en grisé, aire de la forêt tropicale humide d'après EWER & HALL (1978).

CARACTÈRES SEXUELS DES FEMELLES DE QUELQUES ESPÈCES D'AFRIQUE OCCIDENTALE

Dans le but de rassembler les éléments propres à effectuer une analyse cladistique des *Stemmiulides*, je me propose, à l'occasion de la description de plusieurs nouvelles espèces de différentes régions de l'Afrique, de compléter la description de plusieurs espèces dont les caractères sexuels femelles avaient été négligés. Il s'agit de quatorze espèces du Mont Nimba,

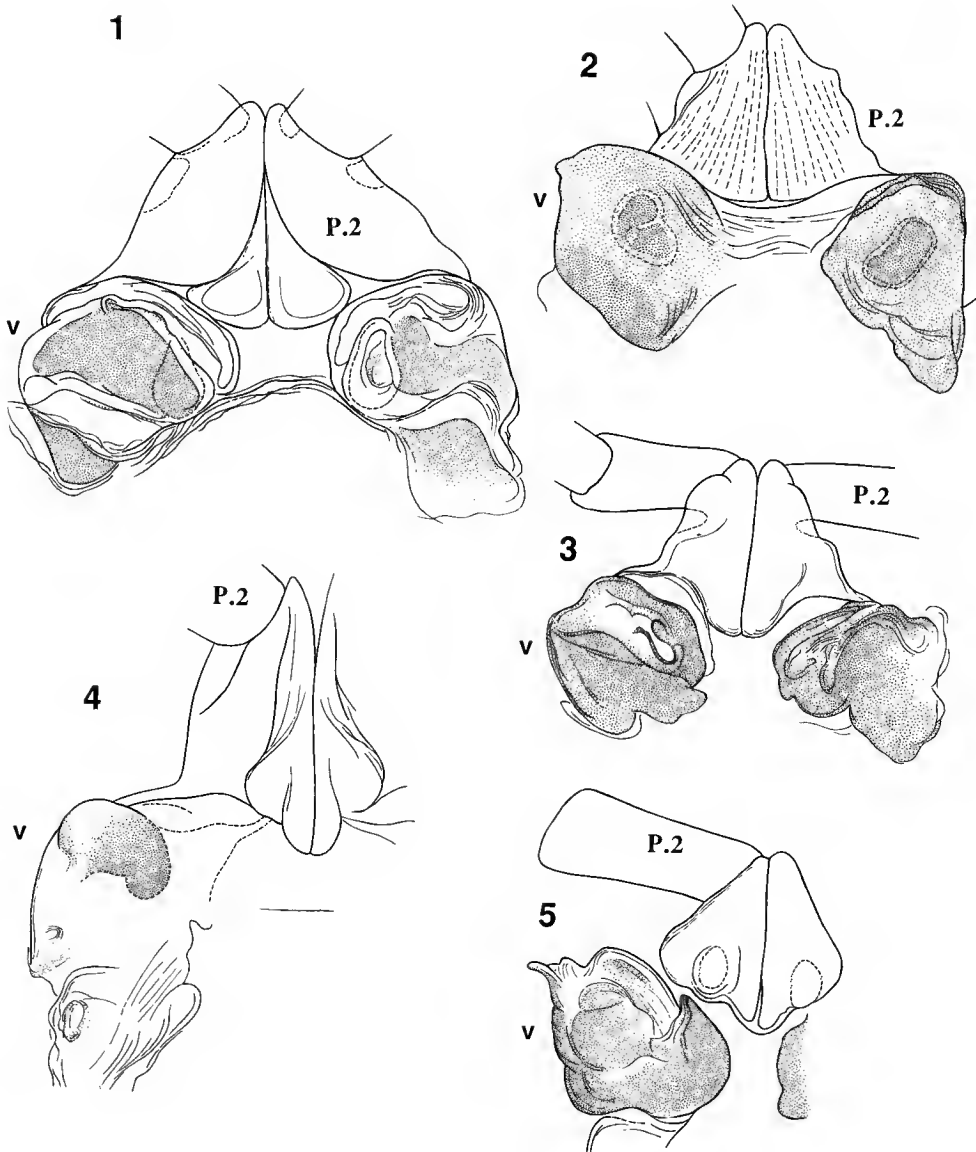


FIG. 1-5. — Structures sexuelles des femelles dans le sous-genre *Diopsiulus* : 1, *S. (D.) calvus* (Cook, 1895), base des P.2 et vulves ; 2, *S. (D.) simpliciter* Demange & Mauriès, 1975, base des P.2 et vulves ; 3, *S. (D.) keoulentanus* Demange & Mauriès, 1975, base des P.2 et vulves ; 4, *S. (D.) aoutii* Demange et Mauriès, 1975a, base des P.2 et vulve droite ; 5, *S. (D.) pullulus* Demange & Mauriès, 1975, base des P.2 et vulve droite.

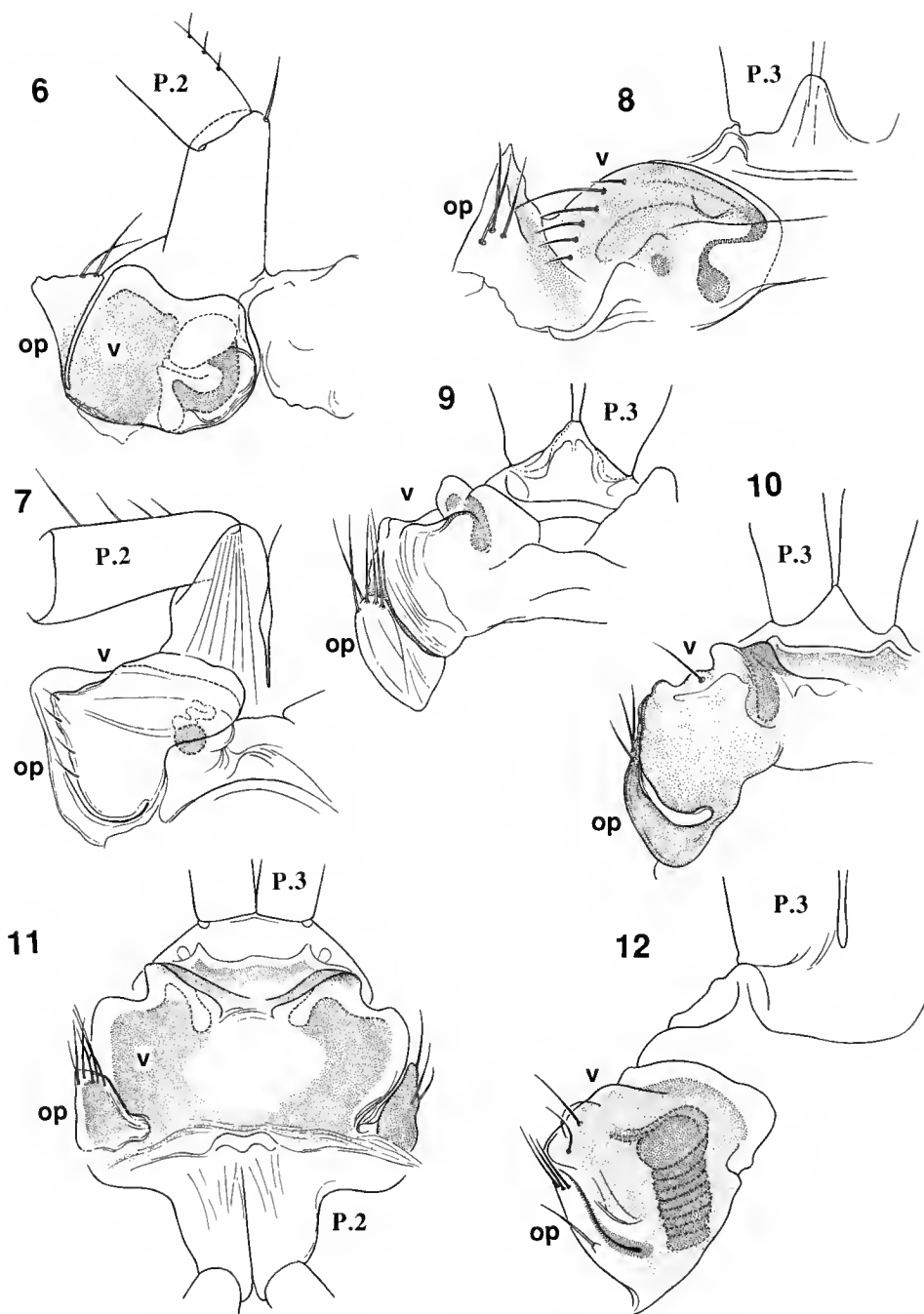


FIG. 6-12. — Structures sexuelles des femelles dans le sous-genre *Diopsitulus* : 6, *S. (D.) tremblayi* Demange & Mauriès, 1975, base des P.2 et vulve droite; 7, *S. (D.) trilineatus* Demange, 1971, base des P.2 et vulve droite; 8, *S. (D.) bellus* (Cook, 1895), base des P.3 et vulve gauche; 9, *S. (D.) nimbanus* Demange & Mauriès, 1975, base des P.3 et vulve gauche; 10, *S. (D.) altipratensis* Demange & Mauriès, 1975, base des P.3 et vulve gauche; 11, *S. (D.) calcarifer* Demange & Mauriès, 1975, base des P.2 et P.3 et vulves; 12, *S. (D.) albicollis* Demange & Mauriès, 1975a, base des P.3 et vulve gauche.

de Côte d'Ivoire et de Sierra Leone, décrites par DEMANGE (1971) et par DEMANGE & MAURIÈS (1975 et 1975a). Plutôt que de donner des descriptions, nous préférons, vu la relative simplicité de ces structures, en donner des dessins ; le lecteur est donc invité à se reporter aux figures 1 à 14.

Une première remarque est qu'aucune de ces espèces ne présente de structure extravulvaire, comme il en existe chez plusieurs formes américaines, asiatiques et même africaines (voir p. 607), entre les vulves et les P.3. Le réceptacle séminal (r) est intravulvaire, le plus souvent de forme simple (généralement une ampoule et son canal).

Deuxième remarque : les vulves de douze de ces quatorze espèces se divisent en deux catégories :

— les unes, de structure simple (sans trace de fissure externe), le plus souvent presque globuleuses, paraissent, à la dissection, plus intimement liées aux P.2 qu'aux P.3 : c'est le cas de *calvus* Cook, 1895, *keoulentanus*, *pullulus*, *simpliciter* Demange & Mauriès, 1975, *aoutii* Demange & Mauriès, 1975a (les figures 1 à 5 montrent ces vulves en face caudale, avec les P.2 auxquels elles sont liées) ;

— les autres, qui présentent, sur le côté, une fissure qui détermine une sorte de petit clapet operculaire (op) basal externe, sont plus liées aux P.3 qu'aux P.2 : c'est le cas de *bellus* Cook, 1895, *calcarifer*, *nimbanus*, *altipratensis* Demange & Mauriès, 1975, *albicollis* Demange &

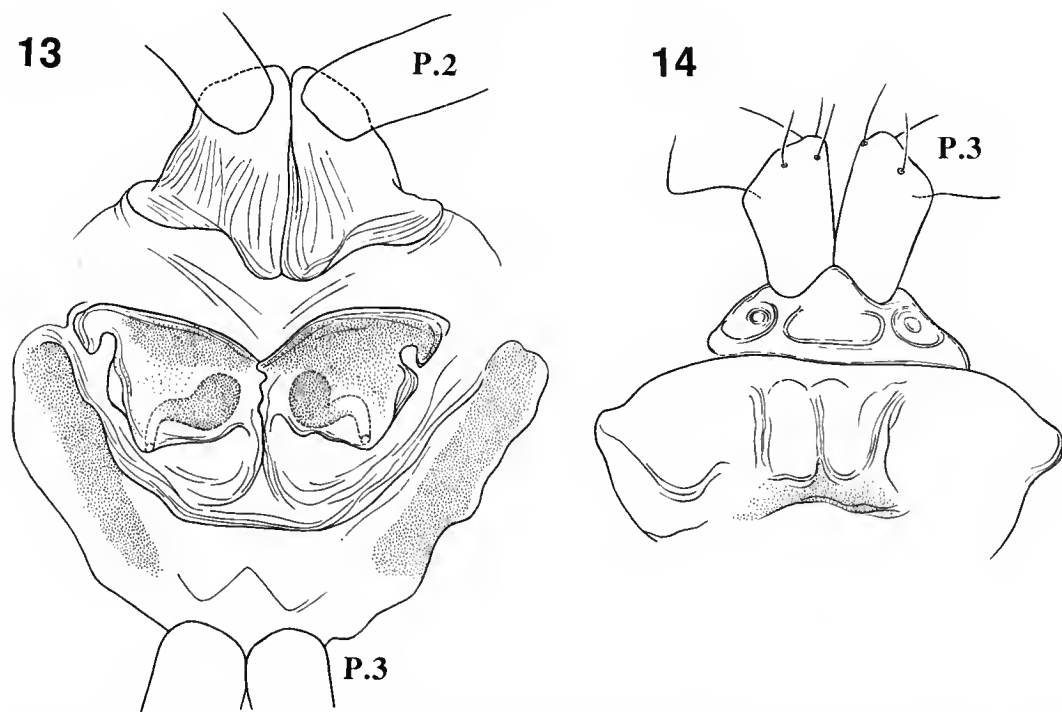


FIG. 13-14. — Structures sexuelles des femelles dans le sous-genre *Diopsiulus* : 13. *S. (D.) royi* Demange & Mauriès, 1975, base des P.2 et P.3, et vulves ; 14. *S. (D.) morbosus* Demange & Mauriès, 1975 (♀ immature?), base des P.2 et vulves.

Mauriès, 1975a (fig. 8 à 12), et peut-être de *royi* Demange & Mauriès, 1975 (fig. 13); cependant chez deux espèces, les vulves sont restées attachées aux P.2 à la dissection : c'est le cas de *tremblayi* Demange & Mauriès, 1975, et de *trilineatus* Demange, 1971 (fig. 6 et 7).

Une espèce ne se rapporte pas exactement aux deux types précédents : chez *morbosus* Demange & Mauriès, 1975 (fig. 14), les deux vulves, unies sagittalement par un pont membraneux, forment une sorte de bandeau transverse comme chez les formes à réceptacles extravulvaires; mais ici aucun réceptacle n'est visible, ni à l'intérieur ni à l'extérieur des vulves (femelle immature?).

DESCRIPTION D'ESPÈCES NOUVELLES

***Stemmiulus (Stemmiulus) infuscatus* n. sp.**

LOC. : Cameroun, Ouest, div. Mezam, subdiv. Ndop, Mont Oku, camp, alt. 2900 m, 6.11.1975, coll. M. LAMOTTE, 1 ♂ holotype (MNHN Paris, coll. Myriapodes DC 037).

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES EXTERNES

Coloration du type 2 (défini par DEMANGE et MAURIÈS, 1975), d'un brun clair uniforme (sauf 2-3 marbrures plus claires de chaque côté), légèrement plus foncé dorsalement, avec une ligne claire dorsale nette; tête et antennes un peu plus foncées que les métazonites; pattes et ventre clairs.

Mensurations : ♂ holotype : 41 anneaux (2 apodes); longueur 12 mm; diamètre vertical 1,3 mm.

Capsule céphalique normale, à pilosité modérée (voir chaetotaxie faciale fig. 15). Antennes de longueur médiocre (1,6 mm, soit à peine plus longues que le diamètre vertical du corps). Yeux biocellés; diamètre de l'ocelle postérieur 1,5 fois plus grand que celui de l'antérieur.

Anneaux moyens : plusieurs (deux ou trois) stries métatergales obliques ne touchent le fin sillon dorso-médian qu'à partir du 20^e anneau; entre le 10^e et le 20^e, une seule strie touche le sillon vers l'avant du métazonite; sillon zonital très labile; ozopores très petits; échancrures du bord antérieur des prozonites des premiers anneaux presque aussi profondes que chez *gilloni* (MAURIÈS, 1979).

Pygidium à 3 + 3 bâtonnets sétigères.

CARACTÈRES SEXUELS DU MÂLE

Gnathochilarium à lames linguales subrectangulaires, striées transversalement comme chez *calvus* et *bellus*.

P.2 (fig. 18) très comparables, notamment par ses coxites, à ceux de *lacustris* Hoffman,

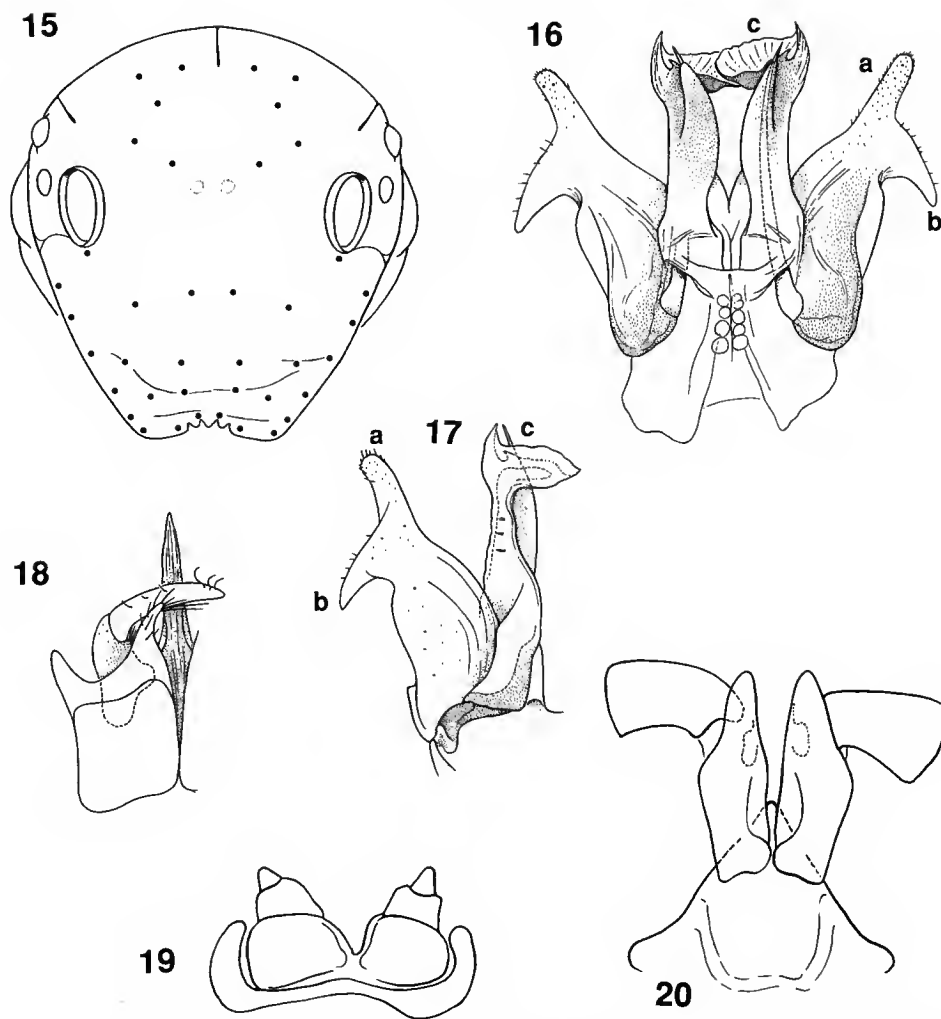


FIG. 15-20. — *Stemmiulus (S.) infuscatus* n. sp. ♂ holotype : 15, chaetotaxie faciale ; 16, P.8 (gonopodes), face caudale ; 17, le même, face orale ; 18, P.2, face orale ; 19, P.9 (paragonopodes) ; 20, P.3, face caudale.

1977, mais ici l'angle coxal externe est nettement plus prolongé distalement et il n'y a aucune trace de processus bacilliforme.

P.3 (fig. 20) remarquables par l'allongement du lobe sternal médian et des coxites.

P.8 (gonopodes, fig. 16 et 17) d'un type non défini par DEMANGE et MAURIÈS (1975), mais qui s'est trouvé chez deux autres espèces africaines décrites depuis : *lacustris* Hoffman, 1977, et *jocquei* Mauriès, 1985. Ce type de gonopodes rappelle ceux observés chez maintes formes du Sud-Est asiatique : l'angiocoxite (a) n'est pas divisé en deux branches comme dans le type B, ni simple comme dans le type A, mais plutôt intermédiaire, puisqu'il émet une branche latérale

rétroarquée (b). Dans la partie distale du colpocoxite (c), la partie qui engaine l'extrémité du flagelle (f) se rétrécit progressivement vers l'apex; elle est masquée par sa partie orale qui, se terminant apicalement par une pointe acérée, s'élargit brusquement vers l'intérieur en une lame rectangulaire hyaline.

P.9 (fig. 19) en moignons vaguement triarticulés.

Femelle inconnue.

Stemmiulus (Stemmiulus) albicephalus n. sp.

LOC. TIP. : Tanzanie, Uluguru Mts, Lupanga, East, alt. 1600 m, litter, 1.7.1981, coll. M. STOLTZE & N. SCHARFF, 1 ♂ holotype (Zool. Mus. Copenhagen). *Ibid.*, pitfall trap, 10.7.1981, coll. M. STOLTZE & N. SCHARFF, 3 paratypes (1 ♂ 2 ♀) (Zool. Mus. Copenhagen).

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES EXTERNES

Coloration générale brune, avec une ligne blanche dorso-médiane fine, évasée en large triangle court à chaque prozonite; tête blanche avec yeux monocellés noirs et antennes brunes; telson blanc; une tache blanchâtre ronde à mi-hauteur de chaque métazonite.

Mensurations : ♂ holotype : 39 anneaux; longueur 8 mm; diamètre vertical 0,75 mm. — Paratypes : 39 anneaux (♂), 36 (2 ♀); longueur 8 mm (♂), 7 et 7,5 mm (2 ♀); diamètre vertical 0,8 mm (♂), 0,9 mm (2 ♀).

Capsule céphalique (fig. 21) sans trace de suture médiane occipitale et sutures supra-oculaires très courtes et situées au contact de l'œil. Antennes courtes, aux articles claviformes, 1,2 fois plus longues que le diamètre vertical du corps (longueur 1,1 mm chez le mâle holotype). Yeux monocellés.

Anneaux moyens présentant une double striation métazonitale : la striation oblique habituelle, ici effacée dorsalement (aucune strie oblique ne touche le sillon médio-dorsal) sur tous les anneaux, interfère avec une fine et dense striation longitudinale, surtout marquée de part et d'autre du sillon médio-dorsal.

Pygidium à 3 + 3 cônes (courts et à sommet arrondi) sétigères.

CARACTÈRES SEXUELS DU MÂLE

Gnathochilarium sans modification notable des lames linguales.

P.2 comme figuré pour *uluguruensis*, à angle interne du coxite puissamment lobé; angle externe obtus émoussé. Article basal du télépodite avec un petit lobule pileux sur sa face orale.

P.3 à coxites et télépodites seulement un peu épaissis; lobe sternal médian en lobe arrondi apicalement, ne parvenant qu'à mi-hauteur des coxites.

P.8 (gonopodes fig. 22 et 23) d'une silhouette plutôt courte, avec un angiocoxite de forme simple, densément pileux sur sa face orale, à profil apical arrondi (a), et orné, subapicalement sur sa face caudale d'un petit processus latéral arqué (b). Chaque colpocoxite (c) ne dépasse

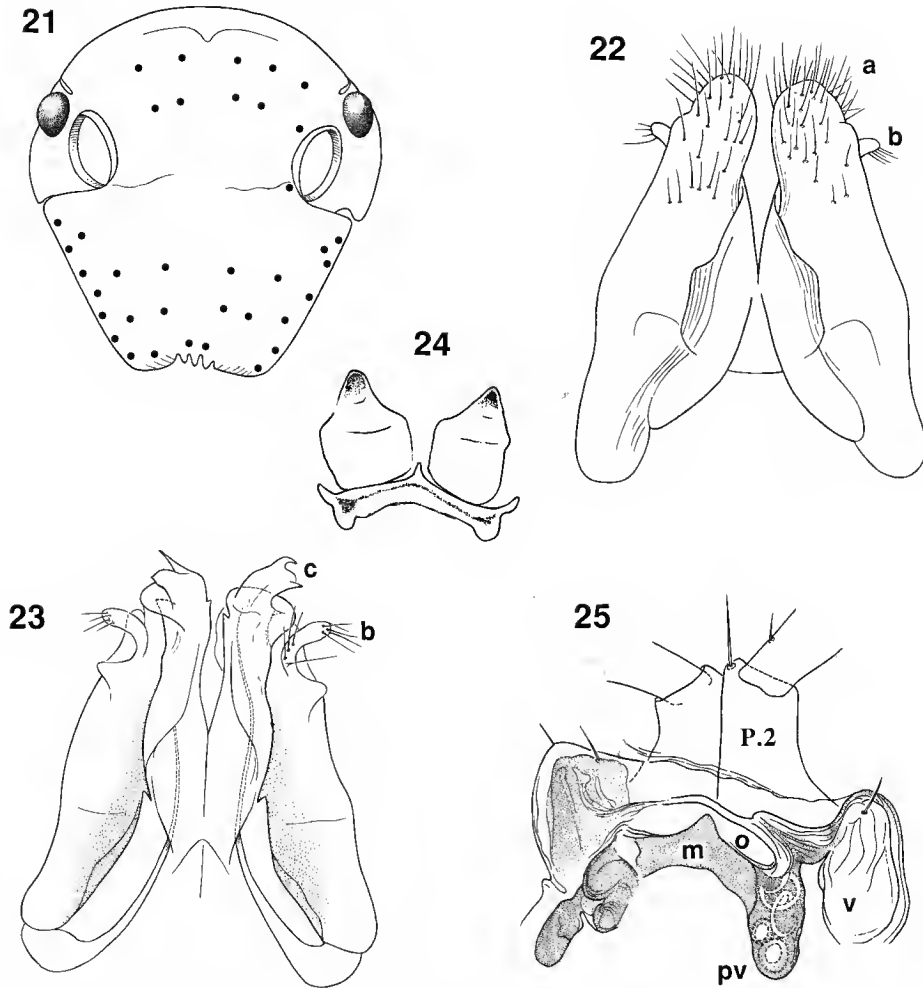


FIG. 21-25. — *Stemmiulus (S.) albicephalus* n. sp. ♂ holotype, ♀ paratype : 21, chaetotaxie faciale du mâle holotype ; 22, P.8 (gonopodes) du même, face orale ; 23, les mêmes face caudale ; 24, P.9 du même ; 25, P.2 et vulve d'une femelle paratype.

que légèrement l'angiocoxite correspondant ; sa partie distale s'incline légèrement vers l'extérieur et montre trois petites dents (une apicale et deux externes) de forme variable.

P.9 (paragonopodes, fig. 24) à moignons vaguement triarticulés portés par un bandeau sternal pigmenté.

CARACTÈRES SEXUELS DE LA FEMELLE

Remarquables par la présence d'une structure postvulvaire (pv) (fig. 25), se présentant, de chaque côté, sous la forme de canaux sinueux paraissant déboucher par une assez grande

ouverture parasagittale ovale (o) sur la face orale du bandeau transversal membraneux (m) situé entre les vulves (v).

Stemmiulus (Stemmiulus) sp. ? albicephalus

LOC. : Tanzanie, Mts Uluguru, Lukwangule plateau, 2400-2600 m, 2-22.7.1971, mission L. BERGER, N. LELEUP, J. DEBECKER, 1 ♀ (Tervuren, n° 13354).

Mêmes caractères externes (y compris la coloration) que *albicephalus*. Les structures vulvaires ne permettent pas une identification certaine de cette espèce.

Stemmiulus (Stemmiulus) uluguruensis n. sp.

LOC. TIP. : Tanzanie, Uluguru Mts, Lupanga, West, alt. 1900 m, litter, 1.7.1981, coll. M. STOLTZE & N. SCHARFF, 1 ♂ holotype 2 ♀ paratypes (Zool. Mus. Copenhagen). *Ibid.*, pitfall trap, 1.7.1981, coll. M. STOLTZE & N. SCHARFF, 1 ♀ paratype (Zool. Mus. Copenhagen).

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES EXTERNES

Coloration du type 2, brune un peu contrastée dorso-ventralement ou non, avec une bande dorso-médiane jaunâtre à bords nets et deux taches sur chaque anneau : une latérale ronde blanchâtre, une dorso-latérale allongée oblique marbrée ; tête et 5-6 premiers anneaux d'un brun plus soutenu que le reste du corps.

Mensurations : ♂ holotype : 38 anneaux ; longueur 8 mm ; diamètre vertical 0,9 mm. — 2 ♀ paratypes : 40 et 38 anneaux ; longueur 10 et 8 mm ; diamètre vertical 1 et 0,8 mm. — 1 ♀ j. : longueur 7,5 mm ; diamètre vertical 0,8 mm.

Capsule céphalique à pilosité épars (voir chaetotaxie faciale fig. 26) ; sutures occipitale et supraoculaires très courtes et peu marquées. Antennes de longueur médiocre (1,3 mm chez le mâle holotype, soit 1,5 fois le diamètre vertical du corps). Œil monocellé.

Anneaux moyens présentant une double striation métazonitale : la striation oblique habituelle, ici effacée dorsalement sur tous les anneaux, interfère avec une fine et dense striation longitudinale, surtout marquée de part et d'autre du sillon zonital.

Pygidium à 2 + 2 cônes sétigères ; 4 + 4 soies posttergales un peu plus épaisses que les normales.

CARACTÈRES SEXUELS MÂLES

Gnathochilarium à lames linguales peu modifiées.

P.2 (fig. 30 et 31) et P.3 comme chez l'espèce précédente.

P.3 à coxites et télopodites seulement un peu épaissis ; lobe sternal médian arrondi apicalement.

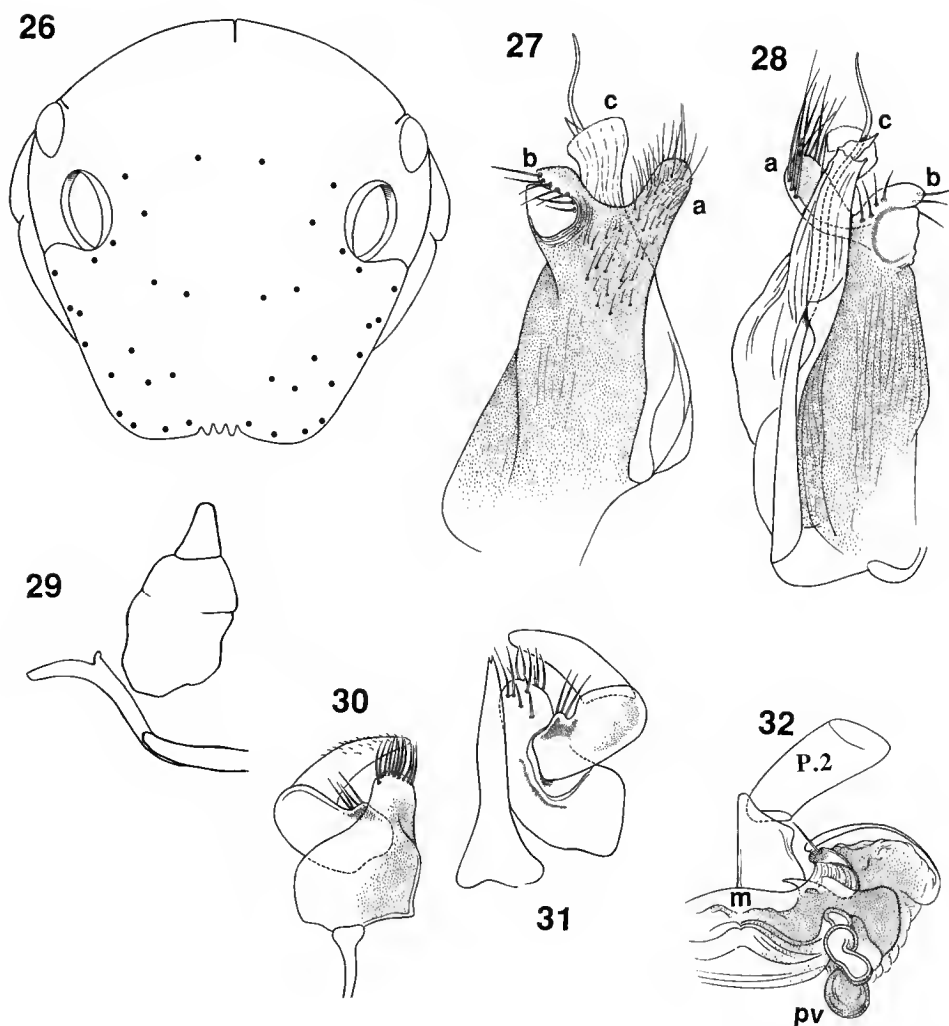


FIG. 26-32. — *Stemmiulus* (*S.*) *uluguruensis* n. sp. ♂ holotype, ♀ paratype : 26, chaetotaxie faciale du mâle holotype ; 27, P.8 (gonopodes) du même, face orale ; 28, les mêmes, face caudale ; 29, P.9 du même ; 30, P.2 du même, face orale ; 31, le même, face caudale ; 32, P.2 et vulve gauche d'une femelle paratype.

P.8 (gonopodes, fig. 27 et 28) très proches de ceux de l'espèce précédente, se caractérisant surtout par le forme de la partie distale de l'angiocoxite, qui est ici marquée par une large échancrure séparant un lobe interne (a), plutôt allongé et très pileux, d'un lobe externe (b) dont la face orale est creusée d'une concavité subcirculaire. Le colpocoxite (c) ne montre que deux petites dents (une apicale et une subdistale externe) et présente une forme un peu évasée dans sa partie la plus apicale.

P.9 (paragonopodes, fig. 29) en moignons triarticulés.

CARACTÈRES SEXUELS DE LA FEMELLE

Très semblables à ceux de *albicephalus* : à noter que le « mur » membraneux (m) qui unit les deux vulves (v) est ici nettement plus bas (fig. 32).

Stemmiulus (? *Stemmiulus*) sp.

LOC. : Tanzanie, Uzungwe Mts, Mwanihana forest above Sanje, alt. 1250 m, 1.8.1981, coll. M. STOLTZE & N. SCHARFF, 1 ♀ jeune à œil biocellé, du type de coloration 1, sans telson (Zool. Mus. Copenhagen). *Ibid.*, alt. 1800 m, pitfall trap, 18.8.1982, coll. M. STOLTZE & N. SCHARFF, 1 jeune presque entièrement dépigmenté, à 1 ocelle (Zool. Mus. Copenhagen).

Stemmiulus (*Stemmiulus*) *lejeunei* n. sp.

LOC. TIP. : Zaïre, N. Kivu, réserve du Kasongwere (près Ishango), alt. 2600 m, 6.4.1970, coll. R. P. M. LEJEUNE, ♂ holotype (n° 13187), 7 ♂ 23 ♀ 34 j. paratypes (MRAC Tervuren), 2 ♂ 3 ♀ 4 j. paratypes (MNHN Paris, coll. Myriapodes DC 035).

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES EXTERNES

Coloration du type 2 : moitié dorsale brun foncé, moitié ventrale brun clair ; ces deux moitiés sont séparées, de chaque côté, au milieu des flancs, par une ligne blanc jaunâtre moniliforme ; dorsalement, on observe une assez large ligne médio-dorsale blanc jaunâtre à bords presque droits et, sur chaque anneau, entre cette médio-dorsale et la latérale, une petite tache ronde de même teinte.

Mensurations : ♂ holotype : 38 anneaux, 66 paires de pattes (35.1.1.T) ; longueur 10,5 mm ; diamètre vertical 0,9 mm. Il est difficile d'avoir des chiffres moyens, beaucoup d'échantillons étant fragmentés. Les femelles paraissent un peu plus grandes que les mâles ; la plus grande possède 39 anneaux (36.1.1.T) et mesure 12 mm de long pour 1,1 mm de diamètre vertical ; une femelle (fragment) atteint 1,2 mm de diamètre vertical.

Capsule céphalique à pilosité assez faible (voir chaetotaxie fig. 33). Antennes plutôt courtes (1,2 mm chez le mâle holotype, soit 1,3 fois le diamètre vertical). Yeux biocellés ; l'antérieur est séparé du postérieur par une distance égale à son propre diamètre, qui est lui-même égal à seulement la moitié de celui du postérieur.

Anneaux moyens à striation oblique ne touchant le sillon dorso-médian que par une strie sur les anneaux de la région moyenne du corps ; striation longitudinale fine et dense.

Pygidium à 3 + 3 bâtonnets sétigères ; 4 + 4 soies telsoniennes : seule la plus interne est plus forte que les autres.

CARACTÈRES SEXUELS DU MÂLE

Gnathochilarium sans modification, les lames linguales en rectangles presque parfaits (du fait que le bord distal du mentum est en angle plat), 2,5 fois plus longs que larges.

P.2 (fig. 37) quasiment identiques à ceux de *jocquei*, avec le petit mamelon coxal et la pointe basale de l'article proximal du télopodite, mais sans le ressaut de la base du processus coxal interne; à signaler l'existence, face orale de l'article basal du télopodite, d'un petit lobe arrondi garni de 4-6 longues soies.

P.3 très faiblement modifiés : coxite et articles du télopodite un peu épaissis; lobe sternal médian arrondi ne parvenant pas à mi-longueur du coxite.

P.8 (gonopodes, fig. 34-35) caractérisés par la présence d'un appendice latéral triangulaire (b) de la moitié distale externe de l'angiocoxite, comme *jocquei* et *lacustris*; mais la partie apicale (a) de ce dernier a un contour nettement plus large et arrondi. Quant aux colpocoxites (c), on y observe le même ressaut médial, et ils apparaissent comme plus simples que chez les deux espèces citées : leur partie distale n'est pas divisée en lobes.

P.9 (paragonopodes, fig. 36) à membres présentant les traces de 3 (ou 4?) articles.

CARACTÈRES SEXUELS DE LA FEMELLE

Face postérieure des vulves (v) touchant les P.3, aplaties de part et d'autre d'un plan de symétrie oblique par rapport au plan sagittal; sur les figures 38 et 39, la vulve droite est couchée par le poids de la lamelle et présente sa valve interne (vi), qui porte quelques soies dans son angle antéro-distal; à travers celle-ci on aperçoit, par transparence, le réceptacle séminal (r), en ampoule sphérique débouchant dans le cimier (c) grâce à un très long et fin canal; on ne voit que la partie distale de la valve externe, symétrique de l'interne et qui porte aussi quelques soies.

Stemmiulus (Stemmiulus) kivuensis n. sp.

LOC. TIP. : Zaïre, Kivu, Kambaila, alt. 1700 m, juin 1973, coll. R. P. M. LEJEUNE (n° 13849), 1 ♂ holotype, 1 ♂ 10 ♀ 3 j. paratypes (MRAC Tervuren). — *Ibid.* (n° 13850), 5 ♂ 15 ♀ 3 j. (MRAC Tervuren), 2 ♂ 4 ♀ 1 j. (MNHN Paris, coll. Myriapodes DC 036). — Zaïre, Kivu, Kambaila, vallée de la Vukaïko, juin 1973, même coll. (n° 13995), 5 ♂ 5 ♀ 8 j. (MRAC, Tervuren), 1 ♂ 1 ♀ 2 j. (MNHN Paris, coll. Myriapodes DC 036). — Zaïre, Kivu, Kambaila, Sindani, alt. 1800 m, juin 1973, même coll. (n° 13855), 3 ♂ j. 13 ♂ 20 ♀ 63 j. (MRAC Tervuren), 1 ♂ j. 3 ♂ 5 ♀ 10 j. (MNHN Paris, coll. Myriapodes DC 036). — Zaïre, Kivu, Kambaila, vallée de Tantaliritanda, terreau, juin 1973, même coll. (n° 13996), 2 ♂ 9 ♀ 23 j. (MRAC Tervuren). — Zaïre, Kivu, réserve forestière de la Biena, 7.4.1969, même coll. (n° 12988), 2 ♂ 6 ♀ 10 j. (MRAC Tervuren). — *Ibid.* : dans l'humus (n° 12993), 1 ♂ j. 10 ♂ 15 ♀ 40 j. (MRAC Tervuren); dans l'humus (n° 12996), 1 ♂ 14 ♀ 11 j. (MRAC Tervuren); dans l'humus (n° 13000), 1 ♂ j. 4 ♂ 23 ♀ 49 j. (MRAC Tervuren); dans le bois mort (n° 12999), 3 ♂ j. 10 ♂ 7 ♀ 13 j. (MRAC Tervuren), 1 ♂ j. 2 ♂ 2 ♀ 3 j. (MNHN Paris, coll. Myriapodes DC 036); dans l'humus, 10.4.1969, même coll. (n° 13003), 2 ♂ j. 8 ♂ 12 ♀ 16 j. (MRAC Tervuren).

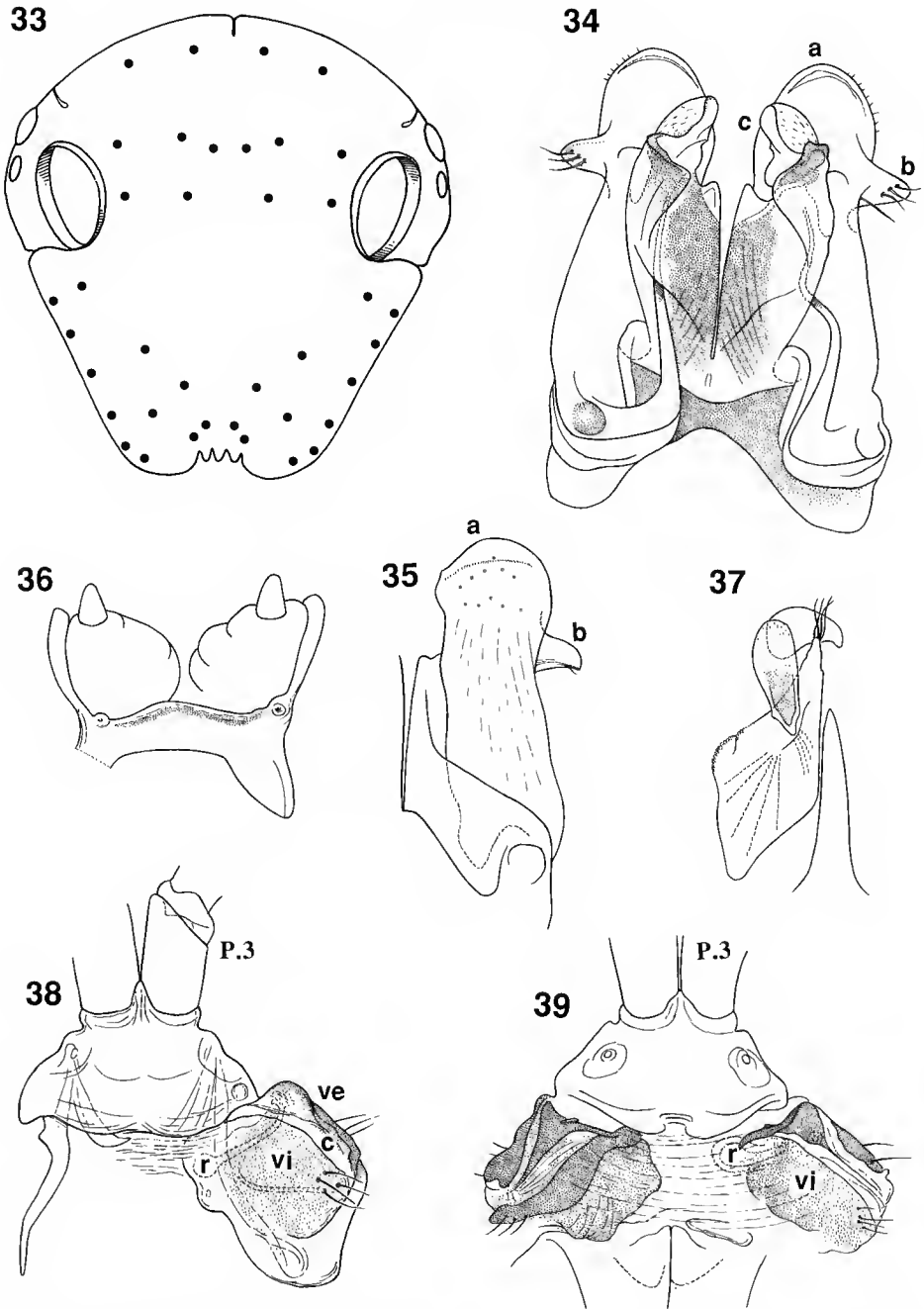


FIG. 33-39. — *Stemmiulus* (*S.*) *lejeunei* n. sp. ♂ holotype, ♀ paratypes : 33, chaetotaxie faciale du mâle holotype ; 34, P.8 (gonopodes) du même, face caudale ; 35, les mêmes, face orale ; 36, P.9 (paragonopodes) du même ; 37, P.2 et pénis du même ; 38, P.3 et vulve droite d'une femelle paratype ; 39, P.3 et vulves d'une autre femelle paratype.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES EXTERNES

Coloration du type 2 : moitié dorsale brun foncé, moitié ventrale brun clair ; ces deux moitiés sont séparées, de chaque côté, au milieu des flancs, par une ligne blanc jaunâtre moniliforme ; dorsalement, on observe une assez large ligne médio-dorsale blanc jaunâtre également moniliforme et, de part et d'autre, sur chaque anneau, une petite tache réniforme (ou deux petites) de même teinte ; très ventralement, une tache ronde blanchâtre occupe souvent la longueur de chaque métazonite.

Mensurations : ♂ holotype : 39 anneaux, 68 paires de pattes (36.1.1.T) ; longueur 10 mm ; diamètre vertical 0,9 mm. Les femelles sont à peine plus grandes que les mâles ; elles ont rarement plus de 11 mm de long et plus de 1,1 mm de diamètre vertical. Le nombre d'anneaux est généralement égal à 39 chez les adultes ; nous n'avons vu qu'une femelle, d'une taille d'ailleurs exceptionnelle (12,5 mm de long pour 1,2 de diamètre vertical), atteindre 43 anneaux (40.1.1.T).

Capsule céphalique à pilosité faible (voir chaetotaxie faciale fig. 40) ; antennes de longueur médiocre (1,35 mm chez le mâle holotype, soit 1,35 fois le diamètre vertical). Yeux biocellés ; l'ocelle postérieur est à peine plus grand que l'antérieur (dans le rapport 1,2/1).

Anneaux moyens comme dans l'espèce précédente.

Pygidium à 3 + 3 bâtonnets sétigères. Soies telsoniennes normales.

CARACTÈRES SEXUELS DU MÂLE

Gnathochilarium comme précédemment.

P.2 (fig. 44) proches de ceux de *jocquei*, avec la pointe basale de l'article proximal du télépodite et le lobe oral (ici en bâtonnet portant 3-4 soies) de l'article basal du télépodite, mais sans le petit ressaut de la base du processus coxal interne ni le petit mamelon coxal.

P.3 comme chez l'espèce précédente.

P.8 (gonopodes, fig. 42 et 43) très semblables à ceux de *jocquei*, dont ils ne se distinguent que par la partie distale du colpocoxite (c), qui est ici non divisée, mais s'évase en deux lobes : un interne (m) et un externe (e).

P.9 (paragonopodes, fig. 45) à membres en moignons vaguement biarticulés.

CARACTÈRES SEXUELS DE LA FEMELLE

Assez différents (fig. 41) de ceux de l'espèce précédente, notamment par l'aspect général de la vulve (v), qui est beaucoup moins aplatie, mais surtout par la présence d'une très grande ampoule réceptaculaire (r) et par l'absence apparente de canal. Il est à noter que, sur deux femelles disséquées, nous avons observé la présence d'un « spermatophore » (sp), en fait agglomérat probable de sperme enrobé par un coagulat de teinte ambrée, formant deux masses oblongues réunies par un pont de sécrétion. Les deux extrémités de ce « spermatophore », dont la forme générale semble être déterminée par son encastrement entre les vulves et la base sternale des P.3, sont engagées dans l'espace ménagé postérieurement, sur chaque vulve, par l'écartement des deux valves.

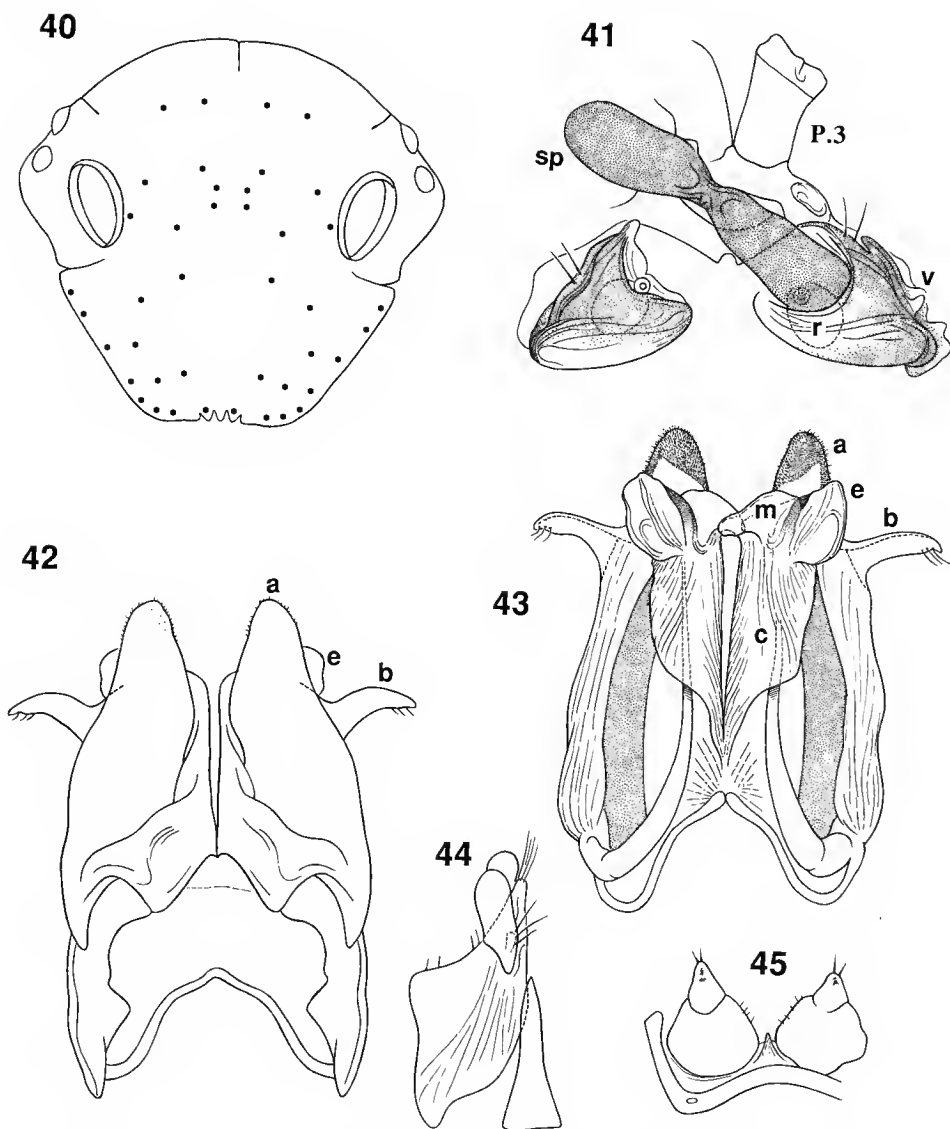


FIG. 40-45. — *Stemmiulus (S.) kivuensis* n. sp. ♂ holotype, ♀ paratypes : 40, chaetotaxie faciale du mâle holotype ; 41, base des P.3 d'une femelle paratype, avec « spermatophore » dont un côté est encore fixé sur la vulve droite ; 42, P.8 (gonopodes) du mâle holotype, face orale ; 43, les mêmes, face caudale ; 44, P.2 du même, face caudale ; 45, P.9 (paragonopodes) du même.

Stemmiulus (Nethoiulus) howelli n. sp.

LOC. TIP. : Tanzanie, Lushoto district, Monts Usambara, Baga II Forest Reserve, 8.6.1980, coll. K. M. HOWELL, 1 ♂ holotype, 1 ♂ paratype (MRAC Tervuren, envoi RLH).

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES EXTERNES

Coloration du type 1 (défini par DEMANGE et MAURIÈS, 1975), brun chocolat, à peine plus clair très ventralement, sans ligne médio-dorsale claire, avec sur chaque anneau, latéro-dorsalement, une petite tache marbrée allongée oblique et, surtout, latéralement, à mi-hauteur des flancs, une tache claire ronde, nette, d'un diamètre égal à la moitié de la longueur du métazonite.

Mensurations : ♂ holotype : 41 anneaux 2 apodes (38.1.1.T); longueur 12 mm; diamètre vertical 1 mm. — ♂ paratype : 45 anneaux 2 apodes (42.1.1.T)) longueur 10 mm; diamètre vertical 0,9 mm.

Capsule céphalique normale, à pilosité éparses mais poils assez longs (voir chaetotaxie faciale fig. 46). Antennes d'une longueur de 1,8 mm (soit 1,8 fois plus longues que le diamètre vertical du corps). Yeux biocellés; diamètre de l'ocelle postérieur 1,2 fois plus grand que celui de l'antérieur.

Anneaux moyens à striation oblique effacée dorsalement sur tous les anneaux; à noter la présence d'une très fine, labile, dense striation longitudinale sur tout le métazonite; sillon zonital effacé; ozopores très petits et très dorsaux.

Pygidium à 3 + 3 bâtonnets sétigères; partie postdorsale du tergite pygidial bordée par 4 + 4 soies très épaisses (leur base est 6 fois celle d'une soie normale).

CARACTÈRES SEXUELS DU MÂLE

Gnathochilarium à lames linguales subtrapézoïdales (3 fois plus longues que larges à la base), et striées transversalement.

P.2 (fig. 50) comme chez *D. (N.) sjoedtedti*, avec un court processus poilu sur la face orale de l'article basal du télépodite; mais le coxite n'a aucune trace de division transverse et le télépodite est plus grêle. P.3 sans particularité.

P.8 (gonopodes, fig. 47 et 48) du type D (voir DEMANGE et MAURIÈS, 1975), caractérisés par la présence d'un syncolpocoxite dont la partie basale (k), impaire et orale, est volumineuse; ses parties libres (c), membraneuses et d'une morphologie malléable, ne présentent aucune structure caractéristique, sinon qu'elles recèlent en leur sein l'habituelle gaine chitinisée dans laquelle se meut un très long flagelle. Les angiocoxites présentent une partie distale divisée en trois feuillettes (a¹, a², a³) par deux échancrures assez profondes.

P.9 (fig. 49) en moignons vaguement triarticulés.

Femelle inconnue.

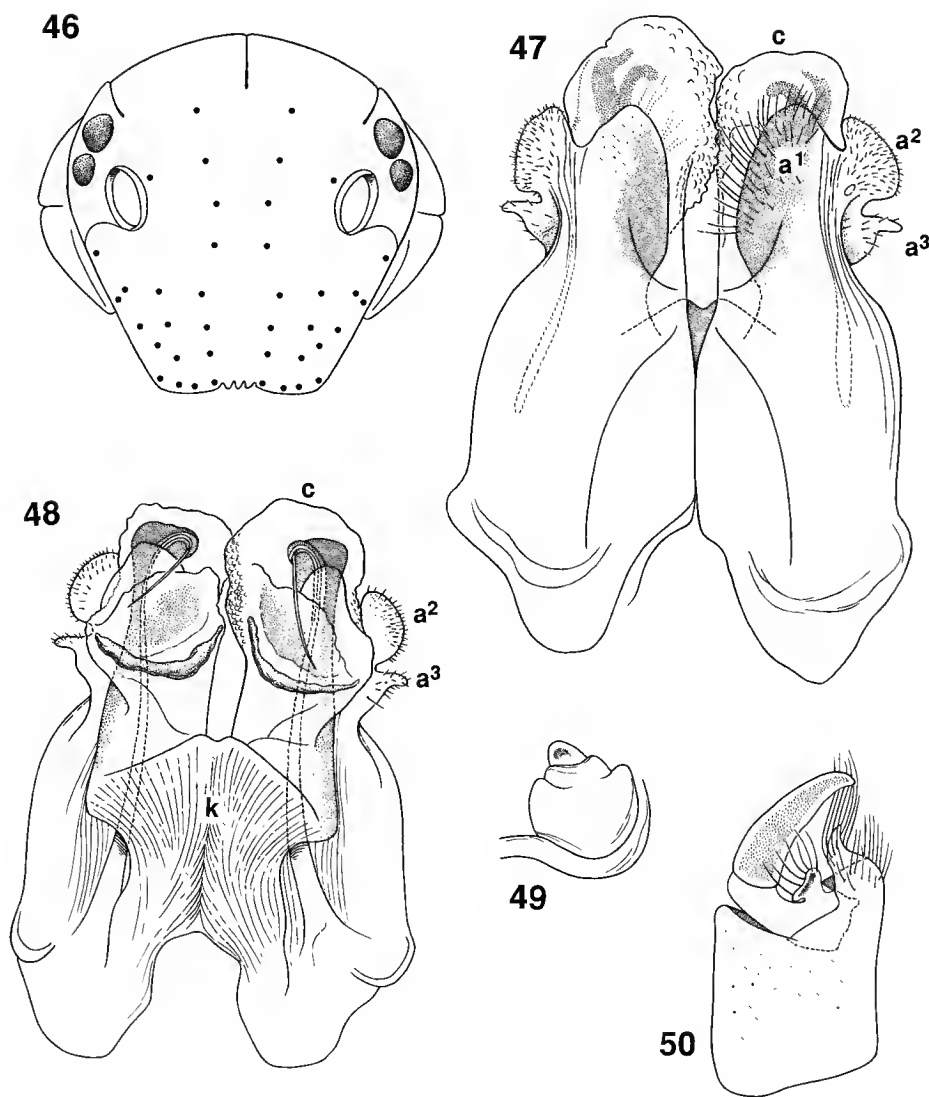


FIG. 46-50. — *Stemmiulus (Diopsiulus) howelli* n. sp. ♂ holotype : 46, chaetotaxie faciale du mâle holotype; 47, P.8 (gonopodes) du même, face orale; 48, les mêmes, face caudale; 49, P.9 (paragonopodes) du même; 50, P.2 du même, face orale.

Stemmiulus (Nethoiulus) spinogonus n. sp.

LOC. TIP. : Tanzanie, Coast region, Kisarawe district, Pugu Forest Reserve, 11.11.1979, in leaf litter, forest floor, coll. K. M. HOWELL, 1 ♂ holotype (Tervuren).

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES EXTERNES

Même coloration que le précédent, mais les taches blanches latérales forment une ligne moniliforme.

Mensurations : ♂ holotype : 42 anneaux (39.1.1.T); longueur 11 mm; diamètre vertical 1 mm.

Capsule céphalique (sauf la chaetotaxie faciale, fig. 51) et yeux comme chez l'espèce précédente.

Anneaux moyens comme chez l'espèce précédente, mais les stries obliques ne sont effacées dorsalement que sur les douze premiers anneaux; sur les anneaux suivants, une seule strie oblique touche le sillon dorso-médian dans la partie la plus antérieure du métazonite.

Pygidium comme chez l'espèce précédente.

CARACTÈRES SEXUELS DU MÂLE

Gnathochilarium comme chez l'espèce précédente.

P.2 (fig. 52) très semblable à ceux de *sjoestedti*, mais à angle externe du coxite nettement plus saillant et aigu.

P.3 comme précédemment, sans particularité.

P.8 (gonopodes, fig. 53 et 54) à colpocoxites formant caudalement un syncolpocoxite impair (k) comme chez l'espèce précédente et chez *sjoestedti*, mais dont les parties libres (c), membraneuses, sont couvertes de spinulations qui deviennent, disto-latéralement des dents (d). Les angiocoxites sont beaucoup moins développés que les parties libres du colpocoxite et que chez les deux espèces citées ci-dessus; de structure très simple, ils sont divisés en deux branches inégales : une externe (a) courte et érigée, et une interne (b), grêle, qui enserre médialement le colpocoxite.

P.9 (fig. 55) en moignons vaguement triarticulés.

Femelle inconnue.

Stemmiulus (Nethoiulus) usambaranus n. sp.

LOC. TIP. : Tanzanie, West Usambara Mts, Mazumbai, alt. 1900 m, 1.8.1980, coll. M. STOLTZE & N. SCHARFF, 1 ♂ holotype (Zool. Mus. Copenhagen). *Ibid.* : alt. 1400 m, même date, même coll., 1 ♀, 3 j. paratypes (ZMC); alt. 1600 m, même date, même coll., 1 ♀ j. paratype (ZMC); alt. 1900 m, même date, même coll., 1 ♂ paratype (ZMC).

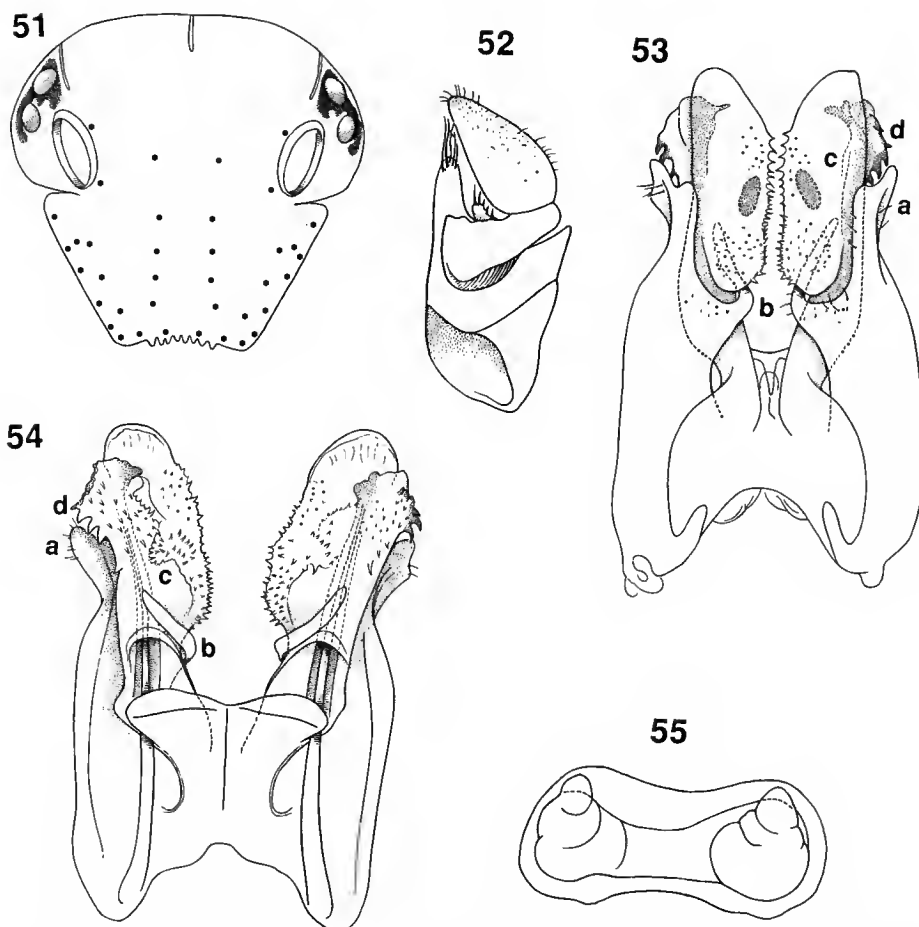


FIG. 51-55. — *Stemmiulus (Nethoiulus) spinogonus* n. sp. ♂ holotype : 51, chaetotaxie faciale du mâle holotype ; 52, P.2 du même, face orale ; 53, P.8 (gonopodes) du même, face orale ; 54, les mêmes, face caudale ; 55, P.9 (paragonopodes) du même.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES EXTERNES

Coloration brune (plus ou moins foncée, avec quelques marbrures), médio-dorsale fine, blanche à rougeâtre avec élargissements prozonitiaux en larges triangles courts ; deux rangs de taches claires, l'un à mi-hauteur (taches de taille variable, mais rondes et de coloration blanche à blanchâtre), l'autre très ventral (formant bande blanchâtre continue).

Capsule céphalique à pilosité épars (voir chaetotaxie faciale fig. 56) ; antennes assez longues (1,8 mm chez le mâle holotype, soit 1,6 fois le diamètre vertical du corps). Œil biocellé.

Anneaux moyen à striation oblique effacée dorsalement sur la moitié antérieure du corps ; sur la deuxième moitié, seules une ou deux stries touchent la suture médio-dorsale.

Pygidium : 3 + 3 sétigères.

CARACTÈRES SEXUELS DU MÂLE

Gnathochilarium à lames linguales sans déformation importante.

P.2 (fig. 57) très semblables à ceux de *sjoestedti*; angle externe du coxite un peu plus saillant. P.3 sans particularité notable.

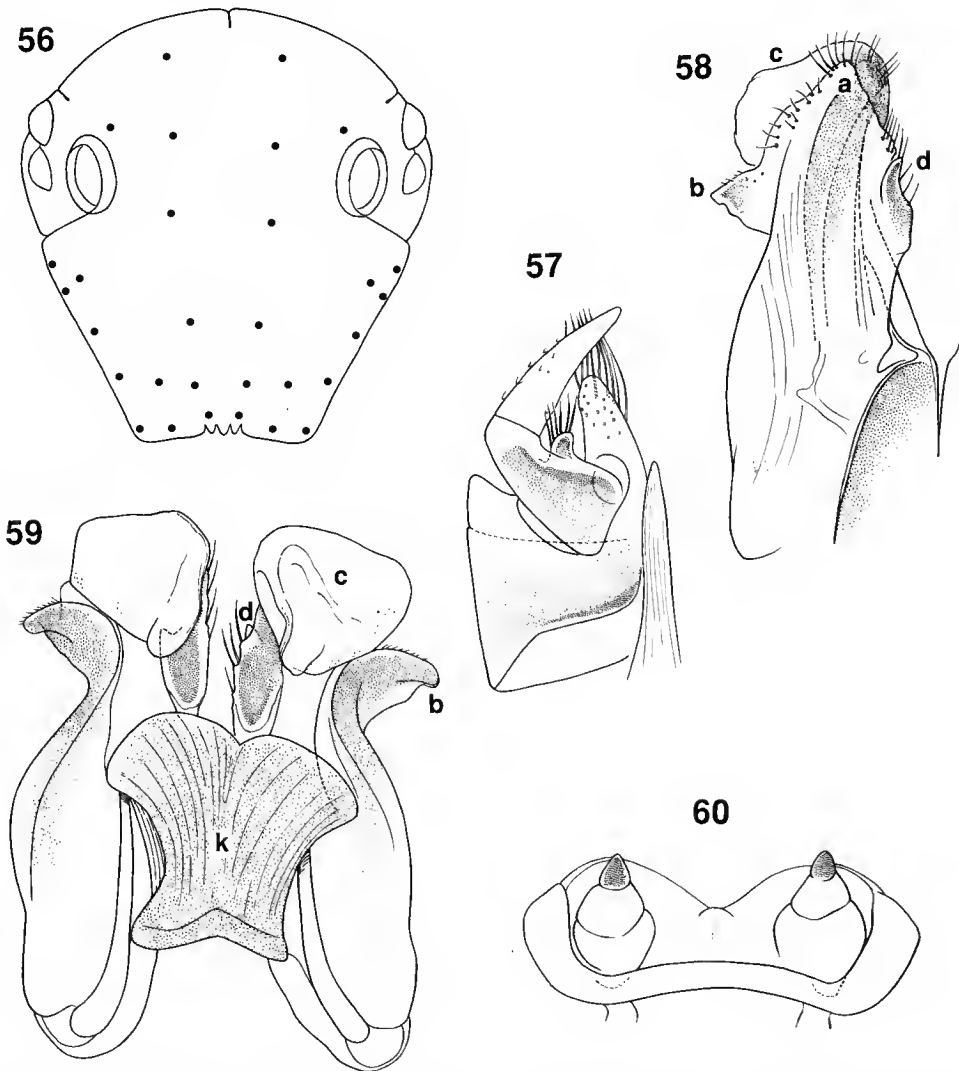


FIG. 56-60. — *Stemmiulus* (*Nethoiulus*) *usambaranus* n. sp. ♂ holotype : 56, chaetotaxie faciale du mâle ; 57, P.2 du même, face orale ; 58, P.8 (gonopodes) du même, face orale ; 59, les mêmes, face caudale ; 60, P.9 (paragonopodes) du même.

Gonopodes (fig. 58 et 59) du type D, ressemblant beaucoup à ceux de *sjoestedti* tant par la forme des colpocoxites (c) que par celle des angiocoxites (a). Mais la masse syncolpocoxale (k) basale impaire caudale est ici échancrée distalement, tandis que le processus interne angiocoxal est réduit à un simple épaississement interne qui se différencie apicalement et oralement en une courte dent (d).

Paragonopodes (fig. 60) en moignons triarticulés implantés sur un sternite largement rebordé basalement et latéralement et sur lequel on voit des traces de stigmates et des courtes poches trachéennes.

Les quelques femelles récoltées sont immatures.

Stemmiulus (Nethoiulus) sp.

LOC. : Tanzanie, East Usambara Mts, Amani, 1000 m, sieved from litter & humus, 1.2.1977, coll. H. ENGHOF, O. HOMBOLDT, O. MARTIN, 1 ♀ j. (Zool. Mus. Copenhagen). *Ibid.* : 2.2.1977, même coll., 1 ♀ j. (ZMC); 4.2.1977, même coll., 2 ♀ (ZMC); 8.2.1977, même coll., 1 ♀ j. (ZMC).

Les caractères externes (coloration, striation, etc.) sont sensiblement les mêmes que chez l'espèce de la partie occidentale des monts Usambara, décrite ci-dessus. Les variations du nombre d'ocelles et de sétigères pygidiaux ont de fortes chances d'être en relation avec l'âge des individus.

Mensurations

	Nb. Ocelles	N/a	Longueur (mm)	Ø vertical (mm)	Nb. Sétigères
♀ j. (1.2.77)	1 + 1	37/3	8	0,7	2 + 2
♀ j. (2.2.77)	2 + 2	41/3	11	1,2	3 + 3
♀ (4.2.77)	2 + 2	46/2	18	1,8	3 + 3
♀ (4.2.77)	2 + 2	40/3	13	1,2	3 + 3
♀ j. (8.2.77)	2 + 2	40/3	9	0,8	2 + 2

N = nombre d'anneaux; a = apode.

Il n'y a malheureusement aucun mâle adulte dans le matériel récolté dans la partie orientale des monts Usambara; il pourrait bien représenter une forme inédite proche de *usumbaranus*.

Comme la femelle est inconnue chez cette dernière espèce, nous décrivons brièvement et figurons (fig. 61 et 62) les structures de la seule femelle adulte capturée pour l'ensemble du massif. On remarquera que ces structures diffèrent, notamment au niveau des vulves, de celles observées chez *sjoestedti*. La vulve elle-même est plus volumineuse et, de plus, présente une formation infravulvaire (iv) probablement réceptaculaire, visible grâce à la présence de sécrétion coagulée, de coloration ambrée, qui n'a pas été observée chez l'espèce du Kilimandjaro. Une telle structure, bien qu'originale, semble plutôt devoir être rapprochée du type « intravulvaire » (la plus répandue chez les Stemmiulides africains) que du type postvulvaire (plus fréquent en Amérique et en Asie tropicales, et apparaissent nettement comme annexes des P.3). Mais la présence de cette structure aurait besoin d'être observée sur d'autres espèces de *Nethoiulus* pour pouvoir être prise en compte comme caractère de niveau générique.

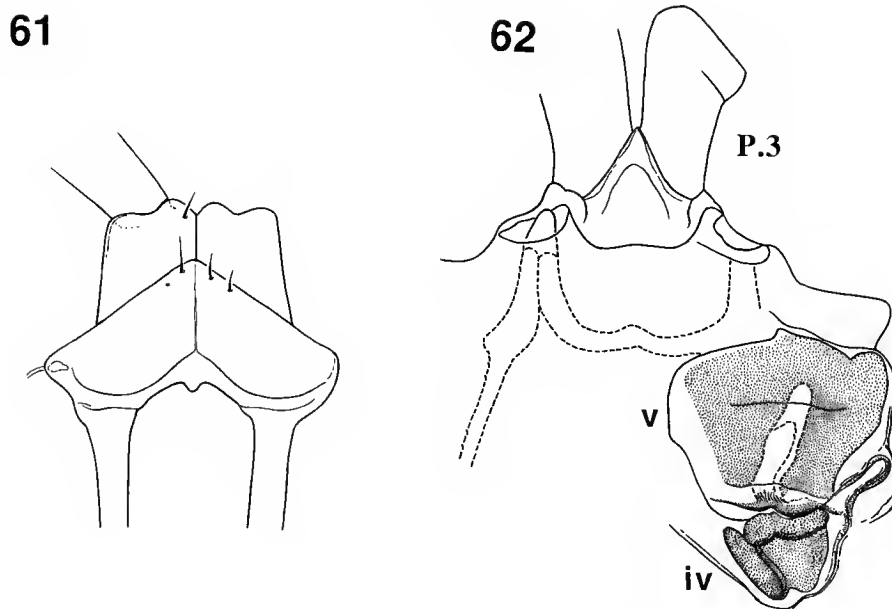


FIG. 61-62. — *Stemmiulus (Nethoiulus)* sp. ♀ : 61, P.2 vue orale; 62, P.3 et vulve droite, vue orale.

***Stemmiulus (Diopsiulus) saloumensis* n. sp.**

LOC. : Sénégal, Sine-Saloum, Keur Saloum (« Les Palétuviers »), près Tambacounda, sous débris végétaux à 200 m du bord de mer, 20.7.1987, coll. J. P. MAURIÈS & L. MEUNIER, 1 ♂ holotype, 1 ♀ paratype (MNHN de Paris, coll. Myriapodes DC 032).

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES EXTERNES

Coloration du type 1 (défini par DEMANGE et MAURIÈS, 1975), beige grisâtre (aux prozonites et aux bords postérieurs des métazonites) et brunâtre (aux moitiés antérieures des métazonites); pas de ligne claire dorsale nette; tête et antennes brunes un peu plus foncées que les métazonites; pattes et ventre clairs.

Mensurations : ♂ holotype : 49 anneaux 2 apodes; longueur 28 mm; diamètre vertical 2,1 mm. — ♀ paratype : 53 anneaux 2 apodes; longueur 32 mm; diamètre vertical 2,5 mm.

Capsule céphalique normale, à pilosité modérée (voir chaetotaxie faciale fig. 63). Antennes de longueur médiocre (3 mm chez le mâle, soit 1,5 fois plus longues que le diamètre vertical du corps). Yeux biocellés; diamètre de l'ocelle postérieur 1,4 fois plus grand que celui de l'antérieur.

Anneaux moyens : stries métatergales obliques touchant le fin sillon dorso-médian à partir

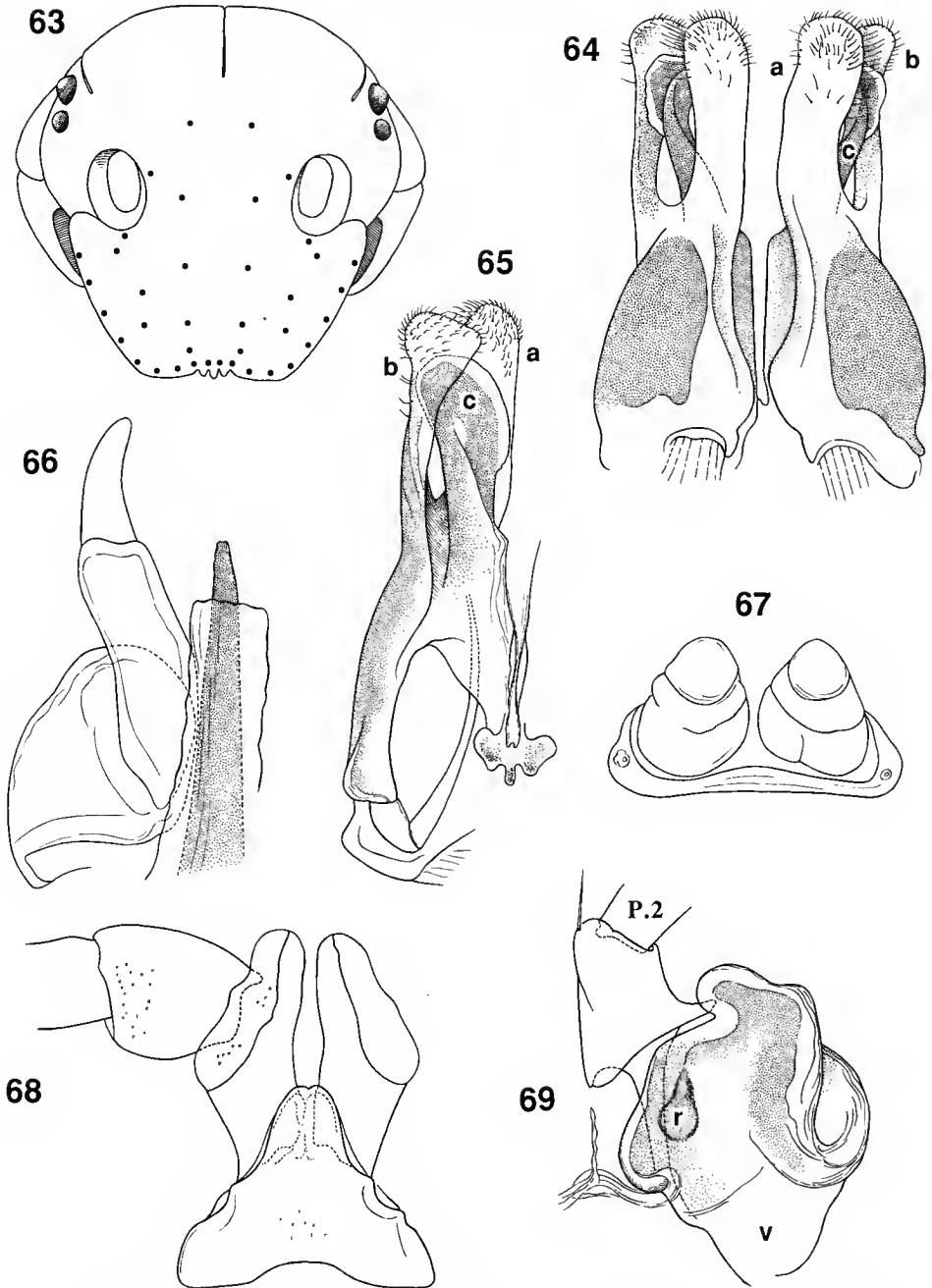


FIG. 63-69. — *Stenmiulus (Diopsiulus) saloumensis* n. sp. ♂ holotype, ♀ paratype : 63, chaetotaxie faciale du mâle holotype ; 64, P.8 (gonopodes) du même, face orale ; 65, les mêmes, face caudale ; 66, P.2 et pénis du même ; 67, P.9 (paragonopodes) du même ; 68, P.3 du même, face orale ; 69, P.2 et vulve gauche d'une femelle paratype, vue caudale.

du 9^e anneau; sillon zonital très labile; ozopores très petits; échancrures du bord antérieur des premiers anneaux normales, c'est-à-dire beaucoup moins profondes que chez *gilloni*.

Pygidium à 2 + 2 bâtonnets (cônes courts et larges à la base) sétigères.

CARACTÈRES SEXUELS DU MÂLE

Gnathochilarium à lames linguales modifiées en forme de semelle, striées transversalement comme chez *calvus* et *bellus*.

P.2 (fig. 66) sans particularité, comme chez *gilloni*.

P.3 (fig. 68) remarquable par l'allongement du lobe sternal médian et des coxites, et par la robustesse du préfémur.

P.8 (gonopodes, fig. 64 et 65) du type B (voir DEMANGE & MAURIÈS, 1975), c'est-à-dire que chaque angiocoxite est profondément divisé en deux branches. Ces deux branches, dont l'une (a) est antéro-interne tandis que l'autre (b) est postéro-externe, encadrent et dépassent en hauteur le colpocoxite (c); ce dernier, dont la partie basale est, comme d'habitude, réceptacle du flagelle, présente ici une partie distale en lame à contour arrondi.

P.9 (fig. 67) en moignons vaguement triarticulés.

CARACTÈRES SEXUELS DE LA FEMELLE

La figure 69 montre la situation de la vulve en arrière des P.2 et par rapport au coxoïde, et la poche trachéenne correspondante. Le réceptacle séminal (r), intravulvaire, est comparable par son aspect à celui de *gilloni*.

Stemmiulus (Diopsiulus) lavellei n. sp.

Loc. : Côte d'Ivoire, Lamto, forêt-galerie : (L.2 124 1), 11.6.1969, 1 ♂ holotype, 1 ♀ 1 j. paratypes; (H.1 54 1, parcelle humide), 1.2.1969, 4 ♀ paratypes; (F.2 076 1), 13.3.1969, 6 ♂ 3 ♀ paratypes; (F.1 80 1), 20.3.1969, 1 ♀ paratype; (L.2 84 1), 28.3.1969, 1 ♂ 1 ♀ (disséquée) paratypes; (F.1 101 1), 15.5.1969, 1 ♀ paratype; (F.1 102 1), 5.1969, 1 ♀ paratype; (F.1 102 3), 5.1969, 1 ♀ paratype; C.1 121 1 SNB), 7.6.1969, 1 ♀ paratype; (F.1 132 1), 20.6.1969, 1 ♀ paratype; (L.1 133 2), 21.6.1969, 1 ♀ paratype; (F.1 132 2), 20.6.1969, 1 ♂ 1 ♀ (disséquée) paratypes; (L.1 188 1), 23.9.1969, 1 ♀ paratype; (F.1 143 1), 9.7.1969, 2 ♀ paratypes; (T.14 182 2), 9.1969, 1 ♀ paratype; (F.1 200 1), 8.10.1969, 1 ♂ 1 j. paratypes; (F.1 235 1), 28.11.1969, 5 ♀ paratypes.

Ce matériel, qui est déposé au MNHN Paris (coll. Myriapodes DC 033), a été récolté dans le cadre d'une étude écologique d'une forêt-galerie située à Lamto, sous la direction de P. LAVELLE, à qui est dédiée cette espèce. Les numéros cités ci-dessus entre parenthèses sont ceux qui ont été donnés par le collecteur.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES EXTERNES

Coloration du type 2 (défini par DEMANGE et MAURIÈS, 1975), brune sur la moitié dorsale du corps (avec deux ou trois minuscules taches claires latéro-dorsales), les antennes, la tête, les

deux premiers anneaux, le pygidium, et beige pâle sur la moitié ventrale (et les pattes); dorsalement, une ligne claire dorsale à bords nets (rarement moniliforme), de couleur jaunâtre, à partir du 3^e anneau; tête, antennes et deux premiers anneaux quelquefois d'un brun un peu plus soutenu que sur le dos des anneaux moyens; plus rarement encore, 2^e et 3^e anneaux aussi pâles que le ventre.

Mensurations : ♂ holotype : 43 anneaux 2 apodes (40.1.1.T); longueur 16 mm; diamètre vertical 1,5 mm. — ♂ adultes : 42 à 44 anneaux; longueur 14,5 à 17 mm; diamètre vertical 1,3 à 1,5 mm. — Les plus grandes femelles : 46 anneaux; longueur 18 mm; diamètre vertical 1,8 mm.

Capsule céphalique normale, à pilosité très faible (voir chaetotaxie faciale fig. 70). Antennes de longueur médiocre (1,9 mm chez le mâle holotype, soit 1,25 fois plus longues que le diamètre vertical du corps). Yeux biocellés; diamètre de l'ocelle postérieur 1,3 fois plus grand que celui de l'antérieur.

Anneaux moyens : stries métatergales obliques touchant le fin sillon dorso-médian à partir du 10^e anneau; sillon zonital très labile; sillon médio-dorsal bien marqué; ozopores très petits; échancrures du bord antérieur des premiers anneaux normales, c'est-à-dire beaucoup moins profondes que chez *gilloni*.

Pygidium à 2 + 2 cônes courts sétigères.

Pattes ambulatoires : à noter sur les tibias des dernières paires, la présence d'un poil dorso-distal très long.

CARACTÈRES SEXUELS DU MÂLE

Gnathochilarium à lames linguales en « forme de trapèze » dont le côté médial est plus de 3 fois plus long que le basal, ce dernier étant un peu plus long que le côté distal.

P.2 (fig. 74) à coxites sans aucun prolongement (comme chez *gilloni*) et article basal du télopodite muni, sur sa face orale, d'un faisceau de très longs poils.

P.3 (fig. 75) à coxites allongés mais sans prolongement distal; préfémurs renflés seulement sur leur profil disto-externe.

P.8 (gonopodes, fig. 71 et 72) du type C, le plus courant (voir DEMANGE et MAURIÈS, 1975) : l'angiocoxite (a) n'est pas divisé et ne porte aucun processus accessoire. A signaler que le quart distal s'élargit latéralement en une feuille à contour arrondi tandis que la partie disto-orale (b), granuleuse, masque oralement la partie distale du colpocoxite (c); ce dernier, dont la partie basale forme un bourrelet au niveau de l'entrée du flagelle dans la gorge colpocoxale, présente ici une partie distale très simple tronquée à l'extrémité.

P.9 (fig. 73) en moignons vaguement triarticulés.

CARACTÈRES SEXUELS DE LA FEMELLE

La figure 76 montre la situation de la vulve, en arrière des P.2 et par rapport au coxoïde, et la poche trachéenne correspondante, sans structures paravulvaires. Cette vulve (v) est d'une constitution très simple, en mamelon chiffonné, avec un réceptacle séminal à vésicule petite et canal long.

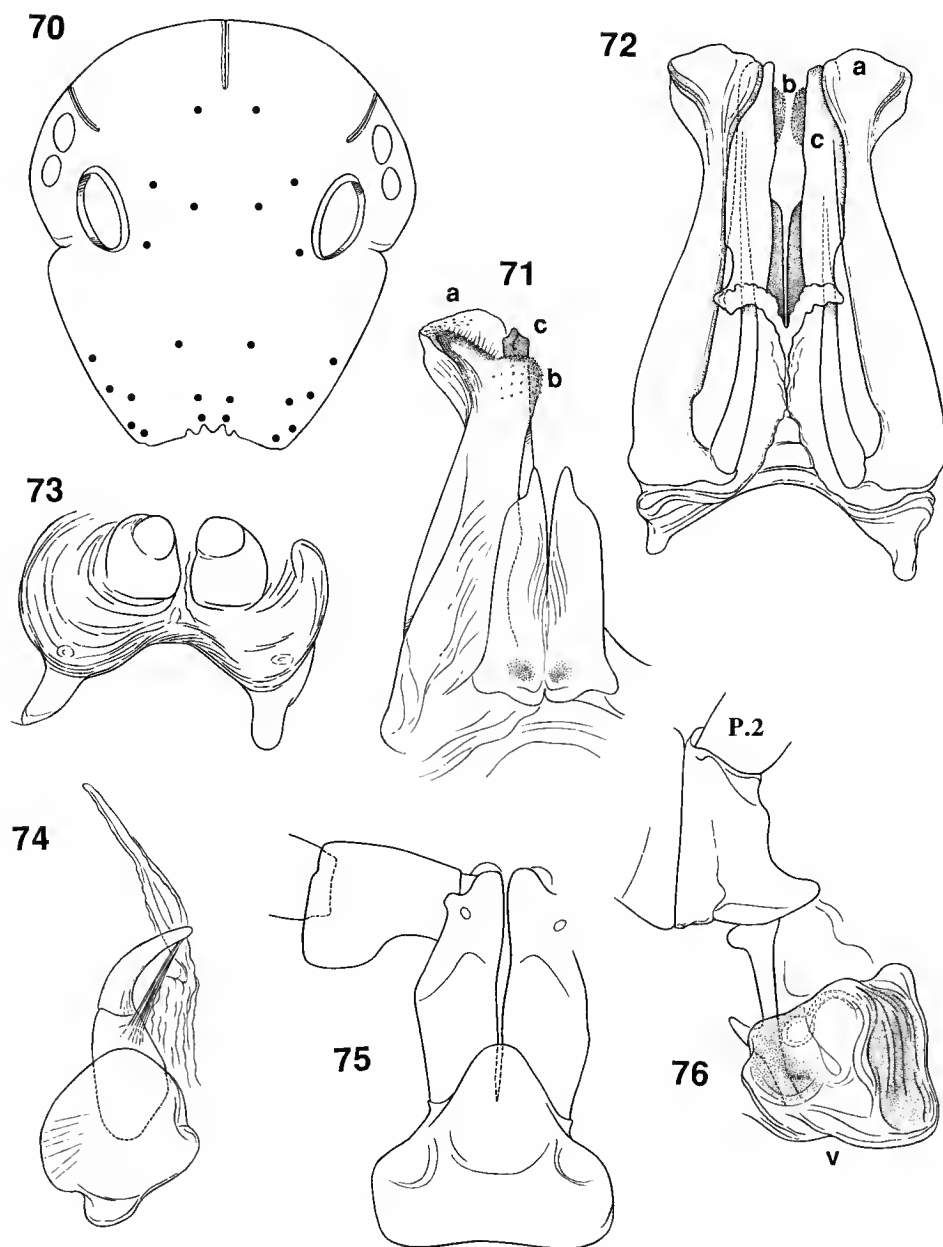


FIG. 70-76. — *Stemmiulus (Diopsiulus) lavellei* n. sp. ♂ holotype, ♀ paratype : 70, chaetotaxie faciale du mâle holotype ; 71, P.8 (gonopodes) du même, face orale ; 72, les mêmes, face caudale ; 73, P.9 (paragonopodes) des mêmes ; 74, P.2 du même, face orale ; 75, base des P.3 du même, face orale ; 76, base des P.2 et vulve gauche d'une femelle paratype, vue caudale.

Stemmiulus (Diopsiulus) beroni n. sp.

LOC. : Nigeria, Plateau state, Jos, 18.6.1977, coll. P. BERON, leg. R. L. HOFFMAN, 1 ♂ holotype (MNHN Paris, coll. Myriapodes DC 034).

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES EXTERNES

Coloration du type 2 (défini par DEMANGE et MAURIÈS, 1975), d'un brun clair uniforme (sauf 2-3 marbrures plus claires de chaque côté), légèrement plus foncé dorsalement, avec une ligne claire dorsale nette; tête et antennes un peu plus foncées que les métazonites; pattes et ventre clairs.

Mensurations : ♂ holotype : 38 anneaux 2 apodes (35.1.1.T); longueur 7,5 mm; diamètre vertical 0,75 mm.

Capsule céphalique normale, à pilosité faible (voir chaetotaxie faciale fig. 77). Antennes relativement longues : 1,2 mm (soit 1,6 plus longues que le diamètre vertical du corps). Yeux biocellés; diamètre de l'ocelle postérieur 1,6 fois plus grand que celui de l'antérieur.

Anneaux moyens : stries métatergales obliques ne touchant le sillon zonital qu'à partir du 15^e anneau; sillon zonital très labile; ozopores très petits; échancrures (insertions musculaires) du bord antérieur des prozonites très peu marquées.

Pygidium à 2 + 2 bâtonnets sétigères.

CARACTÈRES SEXUELS DU MÂLE

Gnathochilarium à lames linguales peu modifiées, subtrapézoïdales (2 fois plus longues que larges à la base), et striées transversalement.

P.2 (fig. 81) très comparables, par leur simplicité, à ceux de *pullulus* Demange & Mauriès, 1975, du Mont Nimba, mais télopodite moins élancé. P.3 (fig. 82) non déformés.

P.8 (gonopodes, fig. 78 et 79) du type C (voir DEMANGE et MAURIÈS, 1975), c'est-à-dire à angiocoxite (a) simple : la forme de ce dernier, qui donne son aspect général au gonopode, rappelle aussi beaucoup *pullulus*. Ici cependant il dépasse en longueur le colpocoxite (c) et ce dernier, bien qu'ayant la même structure fondamentale (en feuillet plié enserrant l'extrémité du flagelle), s'orne d'une pointe apicale au lieu d'avoir un contour distal arrondi.

P.9 (fig. 80) en moignons vaguement triarticulés.

Femelle inconnue.

Stemmiulus (? Diopsiulus) sp. n° 1

LOC. : Cameroun, à 250 km au nord de Yaoundé, 3.3.1979, coll. Lief NIELSEN, 1 ♀ (Zool. Mus. Copenhague).

Cette femelle, amputée de ses derniers anneaux, appartient probablement à une espèce inédite. Elle figure ici parce qu'elle se singularise, par rapport à toutes les autres espèces du

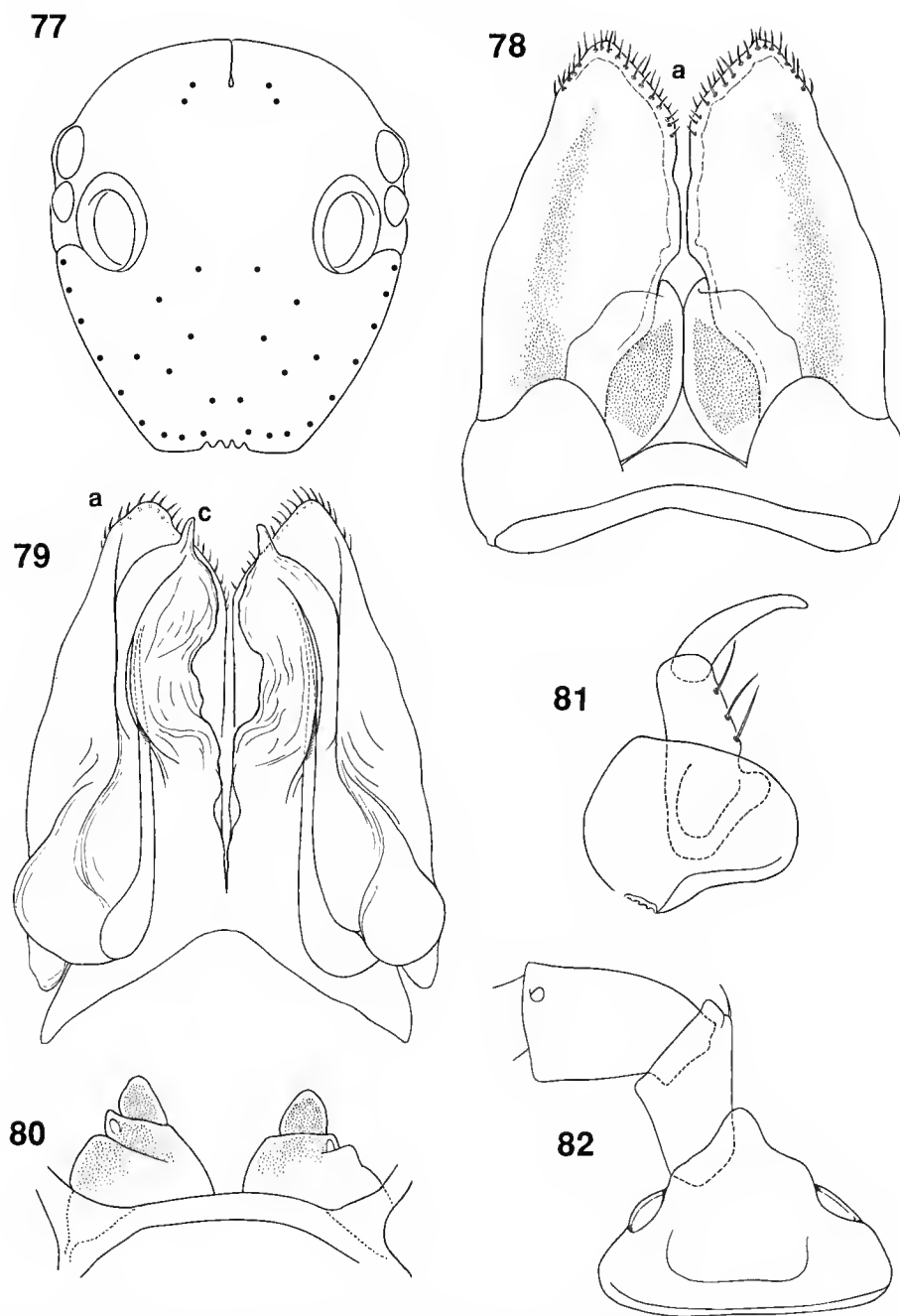


FIG. 77-82. — *Stenmiulus (Diopsiulus) heroni* n. sp. ♂ holotype : 77, chaetotaxie faciale du mâle holotype ; 78, P.8 (gonopodes) du même, face orale ; 79, les mêmes, face caudale ; 80, P.9 (paragonopodes) des mêmes ; 81, P.2 du même, face orale ; 82, base des P.3 du même, face orale.

genre rencontrées jusqu'à ce jour en Afrique occidentale, par l'existence de formations extravulvaires (ev) sur les P.3 (fig. 83). Cet échantillon incomplet mesure 18 mm de long sur 1,6 mm de diamètre vertical. Les yeux sont biocellés ; le diamètre de l'ocelle postérieur est 1,5 fois plus grand que celui de l'antérieur. La coloration (du type 5) est brune, foncée sur le dos (qui est marqué d'une ligne médio-dorsale jaune), claire sur le ventre ; le collum est blanc.

***Stemmiulus* (? *Diopsiulus*) sp. n° 2**

LOC. : Cameroun, Kribi, « slope at the sea, under leaves », 13-15.3.1979, coll. Lief NIELSEN, 1 ♀ (Zool. Mus. Copenhagen).

Également représenté par une seule femelle, ce *Stemmiulide* appartient probablement à une espèce inédite, distincte de la précédente. Il se distingue de tous les autres *Stemmiulides* dont la femelle est connue par la présence, en arrière de chaque vulve, d'un processus érigé (p) (fig. 84). Cette femelle possède 48 anneaux, mesure 27 mm de long et 2,2 mm de diamètre vertical. Les yeux sont biocellés ; le diamètre de l'ocelle postérieur est 1,3 fois plus grand que celui de l'antérieur. La coloration est du type 2 : moitié dorsale du corps, tête et antennes bruns (avec de chaque côté une tache claire métazonitale sur chaque anneau) ; moitié ventrale, pattes et gnathochilarium beiges. 2 + 2 bâtonnets sétigères telsoniens.

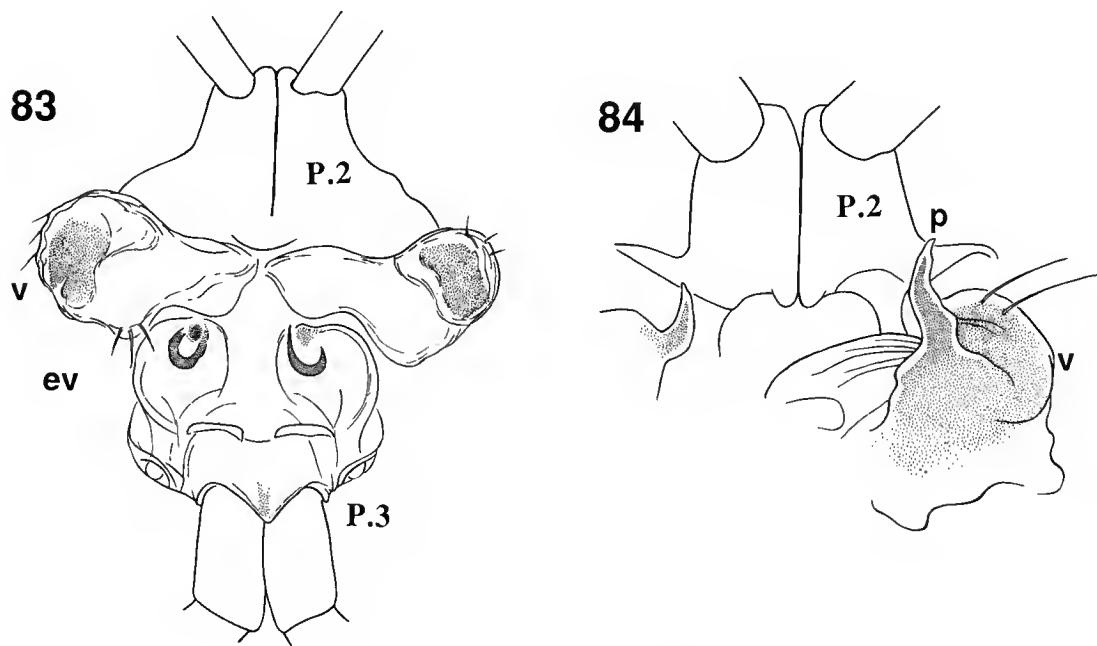


FIG. 83-84. — *Stemmiulus* (? *Diopsiulus*) sp., ♀ : 83, *Stemmiulus* (? *Diopsiulus*) sp. n° 1 : P.2, vulves, P.3 et formations extravulvaires postérieures ; 84, *Stemmiulus* (? *Diopsiulus*) sp. n° 2 : P.2 et vulves avec processus postvulvaire érigé.

CONCLUSION

Si la non-commodité, chez les Stemmiulides, des caractères systématiques, en mosaïque, ne paraît pas ouvrir, dans le cadre de la systématique phénétique traditionnelle, des perspectives en vue du classement des espèces dans des taxons de rang générique ou leurs affinités, elle devrait en revanche se prêter à une analyse cladistique de l'ensemble des espèces du groupe. Une telle analyse, déjà en préparation et qui sera précédée d'au moins une ou deux prochaines notes de caractère descriptif concernant d'autres Stemmiules d'Amérique et d'Indonésie, sera seule à même de nous fournir les bases d'une classification correcte reflétant les rapports phylétiques, et donc exploitables au moins pour le biogéographe.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRÖLEMANN, H. W., 1920. — Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique Orientale (1911-1912). Résultats scientifiques, Myriapodes III, Diplopodes, Paris : 49-298.
- CARL, J., 1914. — Die Diplopoden von Columbien nebst Beiträge zur Morphologie der Stemmatouliden. In : Voyage d'Exploration Scientifique en Colombie. *Mém. Soc. neuchât. Sci. nat.*, **5** : 821-993.
- 1936. — Diplopoden-Studien IV. Neues über Stemmiuloidea. *Zool. Anz.*, Leipzig, **117** (9/10) : 241-249.
- 1941. — Diplopoden aus Südindien und Ceylon. 2. Teil. : Nematophora und Juliformia. *Revue suisse Zool.*, **48** (22) : 569-714.
- DEMANGE, J. M., 1971. — Le Massif des Monts Loma VII. Myriapodes Diplopodes. *Mém. Inst. fond. Afr. noire*, **33**, A, (1) : 191-240.
- DEMANGE, J. M., & J. P. MAURIÈS, 1975. — Myriapodes Diplopodes des Monts Nimba et Tonkouï (Côte d'Ivoire-Guinée) récoltés par M. Lamotte et ses collaborateurs de 1942 à 1960. *Annls Mus. r. Afr. cent.*, Tervuren, **22** : 1-192.
- DEMANGE, J. M., & J. P. MAURIÈS, 1975a. — Diplopodes de la région d'Abidjan, Côte d'Ivoire. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 291 : 387-399.
- EWER, D. W., & J. B. HALL, 1978. — Ecological Biology. (2nd edit.), London, Longman.
- HOFFMAN, R. L., 1977. — A stemmiulid millipede from Central Africa. *Revue suisse Zool.*, **84** : 831-835.
- MAURIÈS, J. P., 1969. — Matériaux récoltés par M. H. Coiffait au Gabon : Myriapoda, Diplopoda. *Biologia Gabonica*, **3** : 361-401.
- 1979. — Stemmiulides (Myriapoda, Diplopoda) nouveaux et peu connus d'Afrique et d'Amérique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **1**, sect. A, (3) : 625-641.
- 1984. — Les premiers Stemmiulides signalés au Brésil : trois espèces nouvelles de la région de Manaus, dont un de la forêt inondable (*Prostenmiulus adisi* n. sp.) (Myriapoda : Diplopoda : Stemmiulida). *Amazoniana*, Kiel, **8** (3) : 375-387.
- 1985. — Contributions to the knowledge of the mountain fauna of Malawi (Mission R. Jocqué). 5. Diplopoda Stemmiulida. *Revue Zool. afr.*, Tervuren, **99** : 141-146.
- SILVESTRI, F., 1897. — Viaggio del Dr. Enrico Festa nell' Ecuador e regioni vicine. *Boll. Musei Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino*, **12** : 305.
- 1916. — Contribuzione alla conoscenza degli Stemmiuloidea (Diplopoda). *Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici*, **10** : 287-347.

Le cycle biologique de *Chamaesoma brolemanni*

Ribaut & Verhoeff, 1913

(Diplopoda, Craspedosomatida)

en forêt d'Orléans (France)

par Jean-François DAVID

Résumé. — Un échantillonnage dans la litière et le sol d'une station forestière a permis de récolter les huit stades du développement postembryonnaire de *C. brolemanni*. Les variations de la structure de la population au cours de l'année ont conduit à préciser la durée du cycle biologique, qui est annuel en forêt d'Orléans. Une discussion porte sur les variations de la durée du cycle chez les Craspedosomatida.

Abstract. — A sampling in litter and soil of a forest site has made it possible to collect the eight postembryonic stadia of *C. brolemanni*. Changes in the population structure throughout the year have led to precise its life-cycle, which is annual in the forest of Orleans. Discussion deals with life-cycle variations in Craspedosomatida.

J.-F DAVID, UA 689 CNRS, Laboratoire d'Écologie générale, Muséum national d'Histoire naturelle, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy.

INTRODUCTION

Le développement postembryonnaire des Craspedosomatida a surtout été étudié sous sa forme la plus courante, c'est-à-dire chez des espèces dont les adultes sont de stade IX et ont pour formule segmentaire $27/2$ ¹. Après la première caractérisation des stades par VERHOEFF (1928), précisée par BLOWER (1978), les auteurs se sont surtout attachés à connaître le rythme des mues et la durée de l'ensemble du cycle biologique (VERHOEFF, 1929; RICHTER, 1967; PEDROLI-CHRISTEN, 1978; GEOFFROY, 1979; MEYER, 1979; DUNGER & STEINMETZGER, 1981; DAVID, 1984; BLOWER, 1985; KARAMAOUNA, 1987).

En ce qui concerne les autres formes de développement postembryonnaire chez les Craspedosomatida, TABACARU (1965) a étudié le cas de *Haasea* (= *Orobainosoma*) *hungaricum* et BLOWER (1979, 1985) celui de *Melogona* (= *Microchordeuma*) *scutellare*, dont les adultes sont de stade VIII et ont pour formule segmentaire $25/2$; GEOFFROY (1984) a élucidé les étapes de la croissance chez *Opisthocheiron canayerensis*, dont les adultes sont également de stade VIII mais ont pour formule segmentaire $23/2$.

1. Dans la formule segmentaire x/y , x est le nombre d'anneaux pédifères, collum compris, et y le nombre d'anneaux apodes, telson non compris. Au total, le corps de l'animal se compose donc de la tête, de $x + y$ anneaux, et du telson.

La découverte d'une population assez abondante d'une autre espèce à 23/2 anneaux chez l'adulte, *Chamaesoma brolemanni*, a permis d'en récolter tous les stades de développement, lesquels sont décrits dans le présent article. De plus, les variations de la structure de la population dans une série d'échantillons ont permis de déterminer sans ambiguïté la durée du cycle biologique en conditions naturelles, depuis les premiers stades d'une cohorte jusqu'aux femelles reproductrices et aux premiers stades de la cohorte suivante.

LE SITE ET LES MÉTHODES

La population étudiée vit sur la parcelle n° 875 du massif d'Ingrannes, en forêt d'Orléans. Il s'agit d'une station feuillue peu ouverte, où les apports de litière sont essentiellement constitués par le Chêne (*Quercus petraea* et *Q. robur*) et le Charme (*Carpinus betulus*) qui représentent respectivement $\approx 90\%$ et $\approx 10\%$ de la masse de feuilles mortes. Les strates herbacée et muscinale ont un très faible recouvrement.

L'humus est de type *dysmoder* avec un horizon A1 très acide (pH = 3,6) et une litière (A0) très épaisse : l'épaisseur des couches L, F et H est respectivement de 1 à 1,5 cm, 1 à 2 cm et 3 à 4,5 cm.

Le sol superficiel, très argileux, est gorgé d'eau pendant l'hiver et reste généralement frais et humide pendant l'été. Mais, en 1985, les précipitations ayant été très faibles au mois de septembre (11 mm) et d'octobre (5 mm), le sol forestier a subi un déficit hydrique sévère à la fin de l'été et au début de l'automne (DAVID, 1988a).

Une description plus complète de la station est donnée par DAVID (1988b).

Six échantillons, chacun de dix unités d'échantillonnage (UE), sont prélevés entre avril 1988 et avril 1989. Chaque UE comprend les horizons A0 et A1 sur une surface de 1/16 m², ainsi que les bois morts de diamètre supérieur ou égal à 1,5 cm sur une surface de 1 m². Ce matériel est placé séparément dans des extracteurs de type Tullgren, de 25 cm de diamètre, où l'extraction dure environ deux semaines.

Quelques UE prélevées antérieurement selon le même protocole et traitées selon la même technique sont regroupées en trois échantillons distincts : celui du printemps 1985 (4 avril au 15 mai) (8 UE); celui de l'automne 1985 (11 octobre au 12 décembre) (6 UE); et celui du printemps 1986 (18 avril au 13 juin) (6 UE).

RÉSULTATS

1. Abondance et répartition de la population

La densité de la population dans chaque échantillon est indiquée tableau I. Tous stades confondus, elle varie entre 210 Ind./m² (printemps 1985 et 29 juin 1988) et 11 Ind./m² (automne 1985 après la sécheresse). Dans ce dernier échantillon, exceptionnellement, les récoltes sont plus importantes dans le sol superficiel (A1) que dans la litière (A0), mais, à toutes les autres occasions d'échantillonnage, *C. brolemanni* apparaît clairement comme une espèce vivant surtout dans les couches hologaniques. La densité dans les bois morts est faible et ne dépasse pas 3 % de la population.

TABLEAU I. — Densité de la population de *C. brolemanni* dans les différents échantillons (Ind./m²).

DATE	Nb (UE)	DENSITÉ			
		en A0	en A1	dans le bois mort	TOTALE (± erreur standard)
Printemps 1985	8	210	0	0,6	210,6 (± 79,3)
Automne 1985	6	2,7	8	0	10,7 (± 7,9)
Printemps 1986	6	10,7	5,3	0	16 (± 7,2)
27.04.1988	10	91,2	24	0,5	115,7 (± 46,1)
29.06.1988	10	176	27,2	6,2	209,4 (± 119,6)
7.09.1988	10	43,2	6,4	0,1	49,7 (± 19,9)
3.11.1988	10	41,6	0	0,2	41,8 (± 9,5)
1.03.1989	10	25,6	1,6	0,2	27,4 (± 11,4)
6.04.1989	10	36,8	11,2	0,2	48,2 (± 14,5)

2. Les stades de développement

Comme le montre le tableau II, huit formules segmentaires ont été observées chez *C. brolemanni*, depuis les larves hexapodes (4/1) ¹ jusqu'aux adultes (23/2). Elles correspondent à l'intégralité du développement postembryonnaire, puisque leur filiation est conforme à la règle de l'anamorphose ($x_n + y_n = x_{n+1}$), ce qui indique clairement que toutes les étapes de la croissance sont représentées.

Dans le cadre de ce développement postembryonnaire à huit stades, on retrouve un certain nombre de caractères communs à l'ensemble des Craspedosomatida :

- l'absence de variabilité des formules segmentaires à chaque stade ;
- l'existence d'un anneau demi-apode ne portant qu'une seule paire de pattes à partir du stade III (cet anneau est compté parmi les apodes dans les formules segmentaires du tableau II) ;
- l'identité des formules segmentaires des cinq premiers stades avec celles des autres espèces étudiées dans cet Ordre.

C'est à partir du stade VI qu'apparaît une différence avec les Craspedosomatida dont le développement s'étend sur neuf stades. La séquence qui est observée chez ces derniers (stade VI 18/4 → stade VII 22/3 → stade VIII 25/2 → stade IX 27/2) est remplacée chez *C. brolemanni* par la séquence : stade VI 18/3 → stade VII 21/2 → stade VIII 23/2. Cette croissance segmentaire est rigoureusement la même que celle de *O. canayerensis*, autre espèce à 23/2 anneaux chez l'adulte étudiée par GEOFFROY (1984). La seule distinction entre le développement des deux espèces porte peut-être sur le premier stade de différenciation sexuelle,

1. Ces larves du premier stade sont légèrement mobiles et ont été récoltées à douze exemplaires.

stade à partir duquel des caractères morphologiques externes permettent de distinguer facilement le sexe des animaux. Chez *C. brolemanni*, cette différenciation débute au stade VI avec la réduction de la huitième paire de pattes des mâles (P 8); elle se poursuit aux stades VII (régression des P 8 et des P 9 des mâles) et VIII (présence des gonopodes en P 8 et des paragonopodes en P 9). Au contraire, chez *O. canayerensis*, la différenciation sexuelle ne débute qu'au stade VII.

TABLEAU II. — Le développement postembryonnaire de *C. brolemanni*. (M : mâles; F : femelles; ad : stade adulte).

STADE		FORMULE SEGMENTAIRE	NOMBRE DE PAIRES DE PATTES
I		4/1	3
II		5/2	5
III		7/3	10
IV		10/4	16
V		14/4	24
VI	M	18/3	31
	F	18/3	32
VII	M	21/2	36
	F	21/2	38
VIII	M ad	23/2	40
	F ad	23/2	42

3. Le cycle biologique

a — Le cycle en 1988-89

Les variations de la structure de la population de *C. brolemanni* dans les six échantillons prélevés entre avril 1988 et avril 1989, permettent de suivre son développement en conditions naturelles (fig. 1).

A la fin du mois d'avril 1988, la population est principalement aux stades II et III; deux mois plus tard, à la fin du mois de juin, elle est principalement aux stades IV et V; dans l'échantillon du début du mois de septembre les stades VI et VII sont majoritaires, puis, dans celui du début du mois de novembre, les récoltes sont essentiellement composées d'adultes. Par conséquent, au cours de la période allant d'avril à novembre, la croissance segmentaire se fait à peu près au rythme d'une mue par mois et le développement sexuel est achevé à l'automne.

Les deux autres échantillons prélevés en mars et avril 1989 montrent que les animaux parvenus à l'état adulte à l'automne disparaissent progressivement au début du printemps suivant, tandis qu'une nouvelle cohorte de jeunes, en l'occurrence surtout des stades II, commence à les remplacer. La reproduction (copulation et oviposition) a donc eu lieu pendant la saison froide, entre novembre et février.

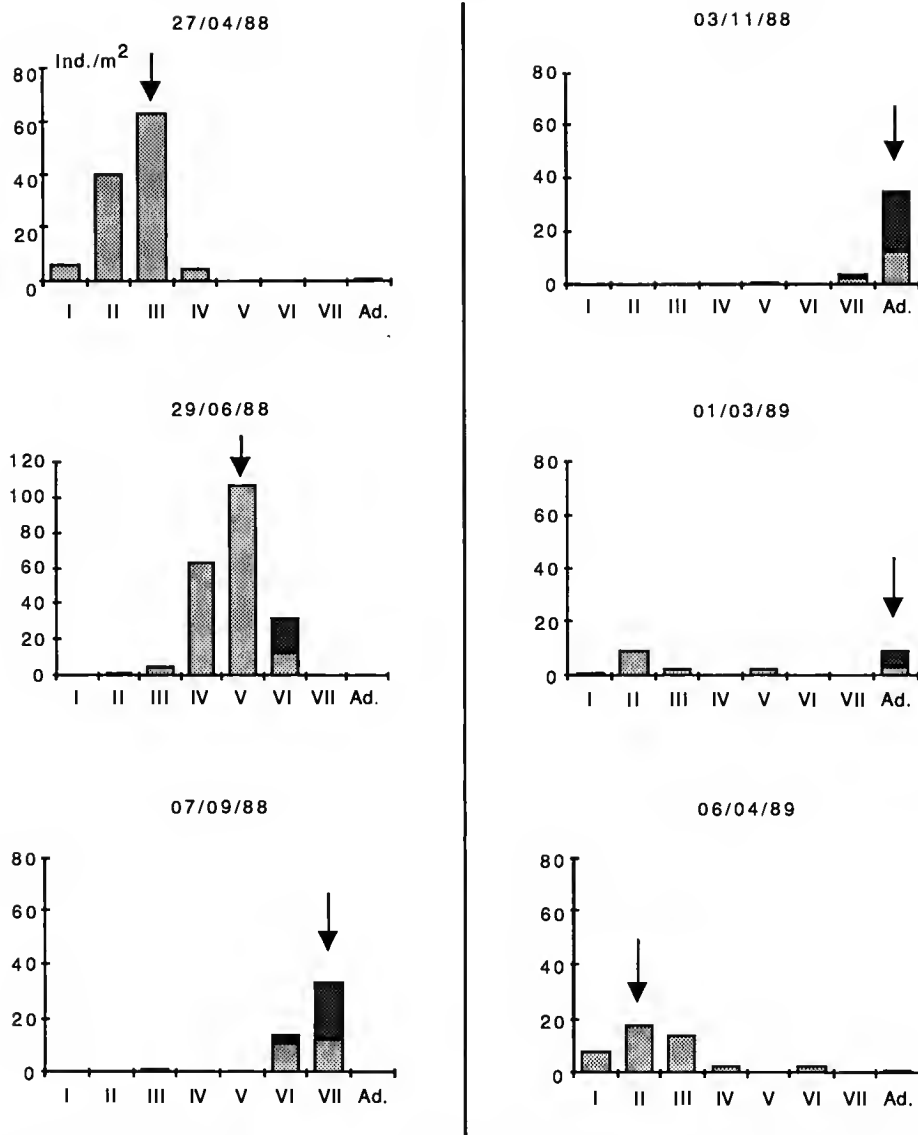


FIG. 1. — Variations de la structure de la population de *C. brolemanni* entre avril 1988 et avril 1989. Les flèches indiquent le stade majoritaire à chaque date d'échantillonnage. A partir du stade VI, les surfaces claires représentent les ♀♀ et les surfaces foncées les ♂♂.

L'interprétation la plus simple de ces données conduit à considérer *C. brolemanni* comme une espèce annuelle. Les quelques animaux dont la croissance et le développement se font plus lentement (stade III en septembre; stade V de novembre à mars; stade VI en avril) sont si peu nombreux qu'il est difficile de les suivre au-delà d'un an et de savoir si leur cycle biologique peut s'étendre, ou non, sur deux ans.

b — *Données antérieures* (fig. 2)

La structure de la population dans l'échantillon prélevé au printemps 1985 est conforme à l'interprétation précédente : la cohorte de l'année, composée d'animaux du stade I au stade IV, côtoie celle de l'année antérieure, composée d'adultes et de quelques rares retardataires de stade VI.

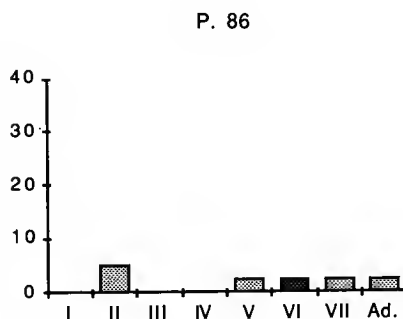
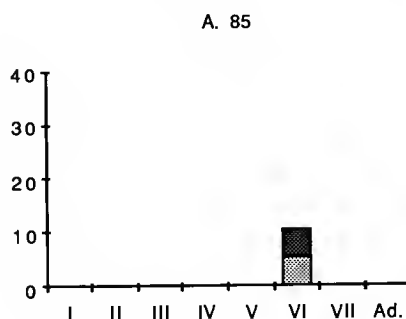
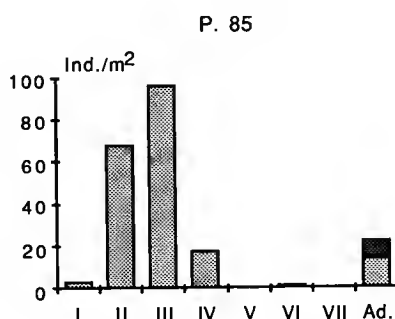


FIG. 2. — Structure de la population de *C. brolemanni* dans trois échantillons du printemps 1985, de l'automne 1985 et du printemps 1986.

Par contre, dans les deux échantillons prélevés à l'automne 1985 et au printemps 1986, on ne retrouve pas la structure de la population à laquelle on s'attendrait. Même si la petite taille de ces échantillons doit inciter à la prudence, certaines modifications ne sont probablement pas fortuites et sont à mettre en relation avec la sécheresse exceptionnelle qui a régné à la fin de l'été et à l'automne 1985. Non seulement les effectifs sont peu importants, mais il semble aussi que la population ait été affectée par un retard de développement. En effet, les adultes sont rares à l'automne 1985 — si même ils existent — puisque seuls quelques stades VI ont été récoltés; au printemps suivant, à nouveau, les stades V à VII semblent plus nombreux que les adultes; et ces observations s'accordent bien avec le fait que la cohorte née en 1986 paraît exceptionnellement réduite.

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

1. La croissance segmentaire de *C. brolemanni*, depuis la larve hexapode (4/1) jusqu'à l'adulte (23/2), se fait en huit stades, identiques à ceux de *O. canayerensis* (GEOFFROY, 1984).

2. La différenciation sexuelle semble plus précoce chez *C. brolemanni* que chez *O. canayerensis*, avec, dès le stade VI, la réduction de la huitième paire de pattes des mâles correspondant aux futurs gonopodes. De telles variations interspécifiques dans l'intensité de la sexualisation ne sont pas surprenantes, et d'autres ont déjà été signalées chez des espèces proches (PEDROLI-CHRISTEN, 1978). Néanmoins, des vérifications sont nécessaires sur ce point car tous les auteurs n'ont peut-être pas la même conception de la « différenciation sexuelle »; c'est ainsi que BLOWER (1985) la fait débiter au stade VIII chez les Chordeumatidae à neuf stades, alors qu'une paire de pattes est nettement régressée dès le stade VII chez les mâles de *Chordeuma sylvestre* et de *Melogona* (= *Microchordeuma*) *gallica* (DUNGER & STEINMETZGER, 1981; DAVID, 1984).

3. Le cycle biologique de *C. brolemanni* est annuel dans les conditions climatiques normales de la forêt d'Orléans. La reproduction a lieu entre les mois de novembre et de février et les plus jeunes animaux (stades I et II) peuvent être récoltés au début du printemps. Ils se différencient sexuellement (stades VI et VII) au cours de l'été, et atteignent l'état adulte (stade VIII) à l'automne de la même année. En principe, seule une faible fraction de chaque cohorte hiverne aux stades V ou VI, et c'est le cas pour celles nées en 1984, 1987 et 1988. Cependant, la cohorte née en 1985, après un début de cycle normal, semble avoir subi un important retard de développement et n'avoir donné que très peu d'adultes lors de l'hiver 1985-86; ce retard est à mettre en relation avec la sécheresse intense qui a eu lieu à la fin de l'été et à l'automne 1985.

De façon générale, il existe une correspondance entre la durée du cycle biologique chez les Craspedosomatida et les conditions climatiques :

— en Europe, à basse altitude, le cycle est très souvent annuel (BLOWER, 1979, 1985; GEOFFROY, 1979; DUNGER & STEINMETZGER, 1981; DAVID, 1984, et ce travail), même si des durées plus longues ne sont évidemment pas exclues chez certaines espèces qui n'ont pas encore été étudiées;

— le prolongement de la saison froide, corrélatif de l'augmentation d'altitude, coïncide avec des cycles de deux ans (PEDROLI-CHRISTEN, 1978), ou même de trois ans au-dessus de 2000 m (MEYER, 1979); la croissance n'a alors lieu qu'en été;

— le prolongement de la saison sèche à la belle saison, en climat méditerranéen, coïncide également avec des cycles de deux ans car, dans ce cas, la croissance s'interrompt en été (KARMAOUNA, 1987).

Ces variations concernent le plus souvent des espèces différentes, mais des variations intraspécifiques peuvent également se manifester à l'échelle des populations, à l'instar de celles qui ont été mises en évidence dans d'autres Ordres de Diplopodes (FAIRHURST, 1974; DAVID, 1982; SNIDER, 1984; BERCOVITZ & WARBURG, 1985). Chez les Craspedosomatida, lorsqu'on compare les données de VERHOEFF (1929), RICHTER (1967), PEDROLI-CHRISTEN (1978) et MEYER (1979), des variations intraspécifiques de la durée du cycle biologique apparaissent chez *Craspedosoma alemannicum*, *Ochogona* (= *Triacontazona*) *caroli* et *Haasea* (= *Orobainosoma*) *fonticulorum*. Chez *C. brolemanni*, le retard observé en 1985-86 pourrait être un exemple d'allongement du cycle sous l'influence de la sécheresse, et il serait intéressant de savoir si le prolongement de la saison froide se traduit par un cycle bisannuel dans les populations pyrénéennes, là où l'espèce vit à plus haute altitude (MAURIÈS, 1974).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERCOVITZ, K., & M. R. WARBURG, 1985. — Developmental patterns in two populations of the Millipede *Archispirostreptus syriacus* (De Saussure) in Israël (Diplopoda). *Bijl. Dierk.*, **55** (1) : 37-46.
- BLOWER, J. G., 1978. — Anamorphosis in the Nematophora. *Abh. Verh. naturw. Ver. Hamburg*, **21/22** : 97-103.
- 1979. — The millipede fauna of two British limestone woods. In : M. CAMATINI (Ed.), *Myriapod biology*. Academic Press. London : 203-214.
- 1985. — Millipedes. In : D. M. KERMACK & R. S. K. BARNES (Eds.), *Synopses Br. Fauna*, **35** : 242 p.
- DAVID, J. F., 1982. — Variabilité dans l'espace et dans le temps des cycles de vie de deux populations de *Cylindroiulus nititus* (Verhoeff) (Iulida). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **19** (3) : 411-425.
- 1984. — Le cycle annuel du Diplopode *Microchordeuma gallicum* (Latzel, 1884). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **109** (1) : 61-70.
- 1988a. — Comparison of the Diplopod communities before and after an exceptional drought in the forest of Orleans (France). *Proc. 7th int. Congr. Myriap.*, (sous presse).
- 1988b. — Les peuplements de Diplopodes d'un massif forestier tempéré sur sols acides. Thèse de Doctorat. Mus. natn. Hist. nat., Paris : 225 p.
- DUNGER, W., & K. STEINMETZGER, 1981. — Ökologische Untersuchungen an Diplopoden einer Rasen-Wald-Catena im Thüringer Kalkgebiet. *Zool. Jber. Syst.*, **108** : 519-553.
- FAIRHURST, C., 1974. — The adaptative significance of variations in the life-cycles of Schizophylline Millipedes. In : J. G. BLOWER (Ed.), *Myriapoda. Symp. zool. Soc. Lond.*, **32** : 575-587.
- GEOFFROY, J. J., 1979. — Les peuplements de Chilopodes et de Diplopodes d'une chênaie-charmaie. Thèse 3^e cycle. Université de Paris VI : 179 p.
- 1984. — Particularités du développement post-embryonnaire du Diplopode Craspedosomide cavernicole *Opisthocheiron canayerensis*. *Mém. Biospéol.*, **11** : 211-219.
- KARMAOUNA, M., 1987. — Ecology of Millipedes in mediterranean coniferous ecosystems of southern Greece. Ph. D. Thesis, Athens : 252 p.

- MAURIÈS, J. P., 1974. — Myriapodes. In : G. DENDALETCHÉ (Éd.), Guide du naturaliste dans les Pyrénées occidentales. Delachaux & Niestlé, Paris : 352-380.
- MEYER, E., 1979. — Life-cycles and ecology of high alpine Nematophora. In : M. CAMATINI (Ed.), Myriapod biology. Academic Press, London : 295-306.
- PEDROLI-CHRISTEN, A., 1978. Contribution à la connaissance du développement post-embryonnaire de *Craspedosoma alemannicum* Verhoeff et de *Xylophageuma zschokkei* Bigler (Diplopoda, Nematophora) dans une tourbière du Haut-Jura Suisse. *Revue suisse Zool.*, **85** (3) : 673-679.
- RICHTER, H., 1967. — Zur Diplopodenfauna des Ostergebirges. *Abh. Ber. naturh. Mus. Görlitz*, **42** (4) : 1-62.
- SNIDER, R. M., 1984. — The ecology of *Polydesmus inconstans* (Diplopoda, Polydesmidae) in Michigan woodlots. *Pedobiologia*, **26** : 185-195.
- TABACARU, I., 1965. — *Orobainosoma hungaricum orientale* n. ssp. (Diplopode, AscospERMophora) si dezvoltarea sa postembrionara. *Lucr. Inst. Speol. « Emil Racovitza »*, **4** : 229-243.
- VERHOEFF, K. W., 1928. — Diplopoda. In : H. G. BRONNS (Ed.), *Kl. Ord. Tier-Reichs*, Leipzig. **5** (II, 1) : 1-1071.
- 1929. — Studien über Ökologie und Geographie der Diplopoden hauptsächlich der Ostalpen. 112. Diplopoden-Aufsatz. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **15** : 35-89.

***Glyptoplax consagae* new species**
(Crustacea, Decapoda, Brachyura, Panopeidae)
from the Gulf of California, Mexico,
with some notes on the distribution of *G. pugnax* Smith, 1870

by Michel E. HENDRICKX

Abstract. — During trawling operations on the continental shelf of the Gulf of California, Mexico, a new species of *Glyptoplax* Smith was found at one locality in the upper Gulf. This is the second species of the genus for the eastern Pacific.

Key-words. — Brachyura, Panopeidae, Gulf of California, eastern Pacific.

Résumé. — Lors d'un chalutage réalisé le long de la plate-forme continentale du golfe de Californie, Mexique, une nouvelle espèce du genre *Glyptoplax* Smith fut récoltée dans le nord du golfe. Il s'agit de la deuxième espèce du genre décrite pour le Pacifique est.

M. E. HENDRICKX, Estación Mazatlan UNAM, A.P. 811, Mazatlán, Sinaloa 82000, Mexico.

The genus *Glyptoplax* was established by SMITH (1870) to accomodate six males and three females of a new species, *G. pugnax* collected by F. H. BRADLEY at Islas Perlas, on the Pacific coast of Panama. This monospecific genus soon received a second member when A. MILNE EDWARDS (1881 : 336)¹ described *G. smithii* on the basis of material collected in Florida, on the Atlantic coast of america.

Since that time, no other species has been added to the genus *Glyptoplax*. The Pacific species, *G. pugnax*, was again recorded from Punta Arenas, Costa Rica (RATHBUN, 1918) and cited in checklists of the brachyuran fauna of the Gulf of California, Mexico, successively by GLASSELL (1934) and GARTH (1960).

In March 1985, during sampling activities on the continental platform of the northern Gulf of California, México, aboard the research vessel "El Puma" of the Universidad Nacional Autónoma de México (CORTES 2 Cruise), two male specimens of a goneplacid-like brachyuran crab were collected in shallow water using a semi-commercial otter-trawl. These specimens were left unidentified until 1988 when the author had the opportunity to compare them to the very rich collection of Panopeidae and Goneplacidae held at the Laboratoire

1. According to the zoological records and to the "Registre d'entrée" of publications held by the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, page 336 of A. MILNE EDWARDS' work was, indeed, published in 1881 and not in 1880 as stated by RATHBUN (1918).

d'Arthropodes of the Muséum national d'Histoire naturelle of Paris, through the courtesy of Dr. D. GUINOT.

The results of this comparative analysis indicate that the specimens from the northern Gulf of California present affinities with *Glyptoplax pugnax*, the type-species of *Glyptoplax* Smith, and belong to a new species which is described herein.

The holotype is deposited at the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MP), and the paratype is kept at the Mazatlán Marine Station, Mazatlán (EMU).

***Glyptoplax consagae* sp. nov.**

(Figs. 1, 2A-C; pl. I)

MATERIAL EXAMINED. — CORTES 2 cruise, station 37, 16.III.1985; 31°18' N-114°25' W, southeast of Rocas Consag, Baja California, trawling at 28 m, fine sand : 1 ♂ 12.2 × 17.3 mm (MP-B 20896) and 1 ♂, without chelipeds, 11.9 × 16.5 mm (EMU-2623).

TYPE. — The male with chelipeds (MP-B 20896) is the holotype. The other male (EMU-2623) is the paratype.

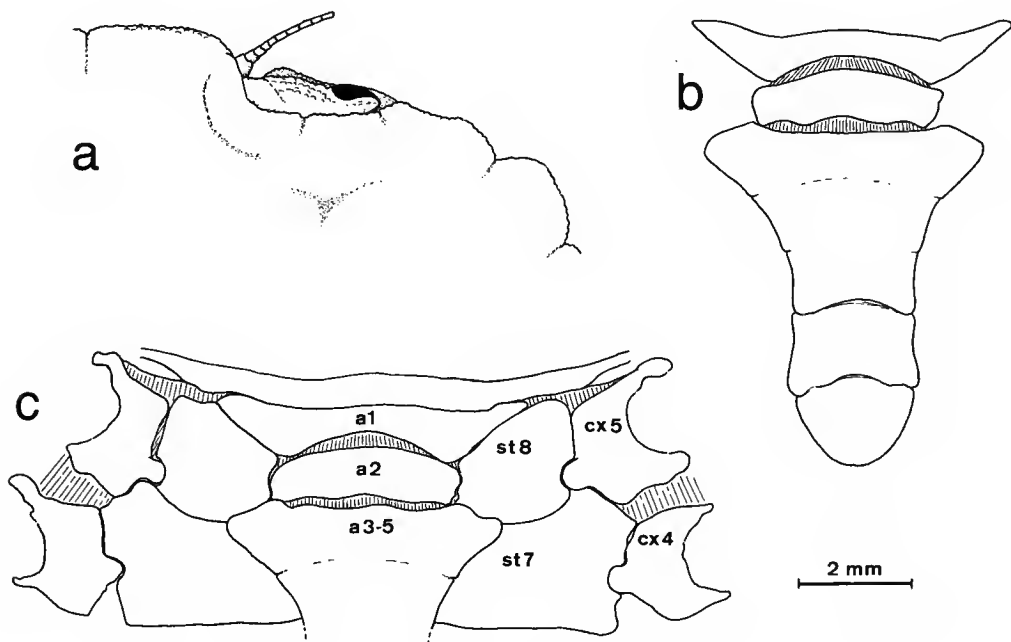


FIG. 1. — *Glyptoplax consagae* sp. nov., holotype ♂ 12.2 × 17.3 mm (MP-B 20896) : a, orbital region, dorsal; b, abdomen; c, sternal-abdominal view at level of fourth and fifth pereopods.

a1, a2, a3-5, first, second and third to fifth abdominal segments; st7, st8, seventh and eighth sternites; cx4, cx5, fourth and fifth coxae of pereopods.

DESCRIPTION

Carapace subhexagonal, broader than long, strongly convex antero-posteriorly, less so from side to side, with the anterolateral teeth slightly upturned; surface finely granulate; regions not well defined, separated by shallow sulci, protogastric and hepatic lobes more prominently indicated. Carapace wider at level of fourth tooth. Front deflexed, edge granulate, horizontal in frontal view, biconvex in dorsal view; a shallow, V-shaped, median notch.

Orbit relatively wide; upper orbital margin straight, flat, with two shallow sutures; inner orbital angle un conspicuous, not marked by a tooth or tubercle; eyestalk very long, granulate, without a tubercle; lower orbital margin granulate, with a short inner tooth and a low, convex outer lobe; outer orbital tooth weak.

Anterolateral border very short, arched, with five marginal teeth, all granulate; first (outer orbital tooth) and second fused, separated by a shallow sinus, the two together a little wider than third; third wide, obtusely triangular and with a rounded tip, slightly upturned, well separated from the fourth tooth, the later similar to third but more upturned; fifth tooth very small, reduced to a small indentation.

Third maxilliped granulate; distal border of merus concave, with a slightly projecting outer angle; ischium subrectangular, as wide as merus and with a convex inner margin; palp coarse.

Chelipeds massive, very strong, slightly unequal (in male), the fingers longer and slender in small chelae. Merus finely granulate; a sharp upper ridge, made up of irregular, rounded, large granules, this ridge ending in a sharp subterminal tooth; a subterminal sulcus parallel to the outer distal border of merus. Carpus finely granulate, outer face rounded, without protuberances; a stout triangular tooth at the inner angle; a well-defined sulcus parallel to the distal border. Manus strongly inflated, smooth, with a ill-defined shallow furrow on the upper margin of large chelae; fingers compressed laterally, incurving, their tips slender, curved and crossing; cutting edges of fingers parallel, armed with sharp teeth and denticles throughout their length.

Pereiopods slender; moderately long, slightly compressed laterally and smooth; carpus and propodus fringed with long hairs on anterior and posterior margins; dactylus almost straight, with one posterior fringe of long hairs and three anterior fringes of shorter hairs.

Male first abdominal somite short, relatively broad, lateral margin acute, not reaching the coxa of fifth pereiopod; second somite very narrow; first and second somites leaving sternite eight largely exposed; third to fifth somites fused; sixth somite wider than long, lateral margins slightly concave, distal margin wider than proximal; telson triangular, with rounded tip.

Male first pleopod long, robust, cylindrical, slightly curved and slightly tapering toward tip. Accessory process of tip short, at a right angle with shaft; median process (or lobe) high, opening small; four long subterminal spines at base of accessory process; lateral process (or tooth) long and slightly deflexed.

Colour : Ventral side of carapace whitish. Dorsal side of carapace brown-grey, with spots of black pigments, except for the whitish fifth tooth and posterolateral edges, and the yellowish-brown frontal edge; anterolateral teeth (except last) darker. Ambulatory legs white,

partially mottled with dark-brown on the upper and posterior sides. Carpus of both chelipeds light brown, dorsally mottled with dark brown; chelae beige, speckled with dark brown on the upper crest; fingers brownish (from color slide of live specimens).

ETYMOLOGY. — The species is named after Father Consag, a Jesuit who sailed up the Gulf of California in 1746 and led the first marine expedition that reached the head of the Gulf (where Roca Consag, the type-locality of the new species, is located) and the Colorado River.

DISTRIBUTION. — The species is so far known only from the type-locality, in the upper Gulf of California, México.

REMARKS

Glyptoplax consagae was compared to type specimens of *G. pugnax* from Panama held at the Muséum national d'Histoire naturelle (1 ♂ 6.5 × 9.0 mm, 1 ♀ 5.0 × 6.8 mm; MP-B 10151) and it was found that the new species shares several important characteristics with the type-species of *Glyptoplax*: the sternum-abdomen organization is strikingly similar, with

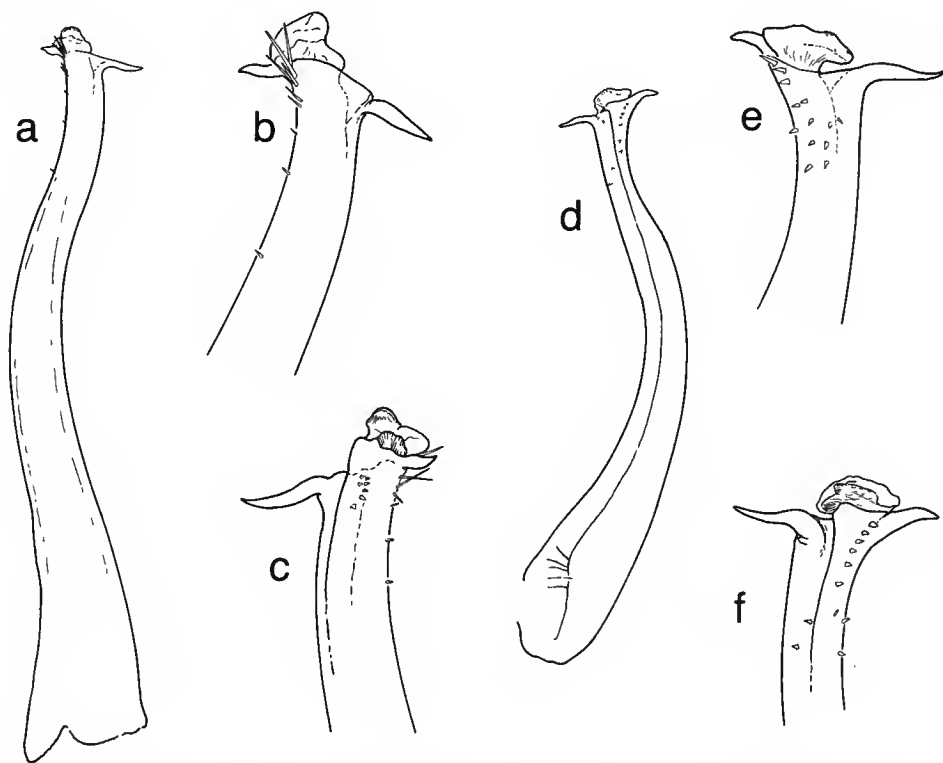


FIG. 2. — Male first pleopod of species of *Glyptoplax* Smith. a-c, *G. consagae* sp. nov., holotype ♂ 12.2 × 17.3 mm (MP-B 20896): a, pl 1; b-c, tip of pl 1. — d-f, *G. pugnax* Smith, syntype ♂ 6.5 × 9.0 mm (MP-B 10151): d, pl 1; e-f, tip of pl 1 (d-f redrawn from fig. 23 of GUINOT, 1969).

sternite eight not covered by the first two abdominal somites and widely united to sternite seven to cover the groove through which the penis passes; the lateral piece of sternite eight separates almost completely the first abdominal segment from coxa of pereopod 5; the first pleopod of the two species (fig. 2) are very similar in shape and the ornamentation of the tip differs only in details; the stout, inflated hands with long, compressed fingers of the male chelipeds are unmistakable; the third maxillipeds are also similar in shape, although in *G. pugnax* the merus is narrower anteriorly. Considering our present state of knowledge of phylogenetic relationships among Panopeidae and Goneplacidae, these similarities indicate that *G. consagae* can be considered as a member of *Glyptoplax*, and this despite differences existing between it and the type-species of this genus, in particular in the shape of the carapace (i.e. carapace very convex and front strongly deflexed in *G. consagae*), and of the orbit (i.e. no distinct inner orbital tooth and upper orbital margin parallel to front in *G. consagae*) (table 1).

Glyptoplax consagae also shares some morphological characteristics with *G. smithii*, including the areolation of the carapace, the shape of the antero-lateral border and the structure of the orbital regions. But as noted by GUINOT (1969 : 259), *G. smithii* does not present the typical sternum-abdomen organization of the genus *Glyptoplax* (i.e. the first

TABLE 1. — Main differences between *Glyptoplax consagae* sp. nov. and *G. pugnax* Smith, 1870 (males only).

	<i>Glyptoplax consagae</i>	<i>Glyptoplax pugnax</i>
1. Carapace	Regions obscure, separated by shallow sulci. Carapace strongly convex anteriorly; front deflexed, its anterior margin biconvex in dorsal view, almost straight in frontal view. Anterolateral teeth 3-4 obtusely triangular, with rounded tip; 5th tooth very small.	Regions well marked, separated by deep sulci. Carapace almost flat; front projecting in an horizontal plan, with a median depression, curved in frontal view. Anterolateral teeth 3-4 sharp; 5th tooth well developed.
2. Orbit	Inner orbital angle un conspicuous; upper orbital margin straight, parallel to frontal line, sutures shallow. Ocular peduncle long, without tubercle.	Inner orbital angle marked with a strong tooth projecting above front; upper orbital margin irregular, deeply notched, directed obliquely backward. Ocular peduncle short, with a strong granular tubercle anteriorly, at base of cornea.
3. Cheliped	Carpus finely granulate; inner tooth short, obtuse. A strong, tuberculate, upper ridge on merus, ending in a sharp subterminal tooth.	Carpus with patches of coarse granules, bumpy on the outer face; inner tooth long, acute. Ridge on upper margin of merus strong, tuberculate, without a distinct subterminal tooth.
4. First pleopod	Median lobe higher, opening narrow; a group of four long subterminal spines.	Median lobe flatter, opening wide; a group of three short subterminal spines.

abdominal somite is wider and reaches the coxa 5; the sternite 8 is only partly uncovered and narrowly in contact with sternite 7) and the tip of the male first pleopod is distinct (see GUINOT, 1969 : fig. 24). In fact, GUINOT (*loc. cit.*) concluded that *C. smithii* should perhaps be excluded from this genus. All three species of *Glyptoplax*, however, present the basic pleopod morphology showed by many panopeid genera (see MARTIN and ABELE, 1986, for discussion). Their peculiar sternum-abdomen organization (more advanced towards a catametopous organization, *sensu* GUINOT, 1969, in the case of *G. pugnax* and *G. consagae*) set them apart from the other Panopeidae Ortmann, 1893 (i.e. the species included in the Panopeidae Eucratopsinae; see GUINOT, 1969 : 249; 1970 : 1079; 1978 : 276). For GUINOT (oral communication, November, 1988) the pleopod structure indicates the phyletic relationships with the panopeid line.

Glyptoplax pugnax, a species originally described from Panama (SMITH, 1870) has also been reported from Costa Rica (RATHBUN, 1918). These are the only records for which the locality is known with certainty. The record of *G. pugnax* for the Gulf of California by GARTH (1960) is based upon the list presented by GLASSELL (1934) for the same area (GARTH, *in litt.*). GLASSELL (*op. cit.*), who gave no precise collecting locality for this species, made most of his collections in the northern Gulf of California, precisely the area where the new species was found. A search by J. S. GARTH in the Allan Hancock Foundation collections was unsuccessful in locating specimens of *G. pugnax* (GARTH, *in litt.*)¹.

Acknowledgements

I thank the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, and particularly Dr. D. GUINOT and Dr. A. CROSNIER, for their support and help while working at the Muséum. To Dr. D. GUINOT, my most sincere thanks for reviewing the manuscript and for permitting to reproduce fig. 2D-F. I also thank Dr. J. GARTH and Dr. J. MARTIN for their opinion regarding the taxonomic position of the new species. I am also grateful to Mrs. Mercedes CORDERO H. for the aid in preparing and typing the manuscript, and to M. J. RABIÈRE who took the photographs of plate I. This study was partly financed by CONACyT, México (ICECXNA-021926) and the DGPA, UNAM. Contribution 604 of the Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.

LITERATURE CITED

- GARTH, J. S., 1960. — Distribution and affinities of the Brachyuran Crustacea. In : The biogeography of Baja California and adjacent seas, Part II. Marine Biotas. *Syst. Zool.*, **9** (3) : 105-123.
- GLASSELL, S. A., 1934. — Affinities of the brachyuran fauna of the Gulf of California. *Trans. S. Diego Soc. nat. Hist.*, **8** (5) : 13-14.
- GUINOT, D., 1969. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyours. VII. Les Goneplacidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **41** (1) : 241-265.
- 1970. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyours. VIII. Synthèse et bibliographie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **5** : 1063-1090.

1. Another search, at the Smithsonian Institution, Washington D.C., indicates that there is no material of this species available for the Gulf of California (MANNING, *in litt.*).

- 1978. — Principes d'une classification évolutive des Crustacés Décapodes Brachyours. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **112** (3) : 211-292.
- MARTIN, J. W., and L. G. ABELE, 1986. — Notes on male pleopod morphology in the Brachyuran crab family Panopeidae Ortmann, 1893, *sensu* Guinot (1978) (Decapoda). *Crustaceana*, **50** (2) : 182-198.
- MILNE EDWARDS, A., 1873-1881. — Études sur les Xiphosures et les Crustacés de la région mexicaine. *In* : Mission scientifique au Mexique et dans l'Amérique Centrale, 5^e partie, vol. 1. Paris, Imprimerie Nationale, 368 p.
- ORTMANN, A., 1893. — Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums. VII. Theil. Abtheilung : Brachyura (Brachyura genuina Boas) II. Unterabtheilung : Cancroidea, 2. Section : Cancrinea, 1. Gruppe : Cyclometopa. *Zool. Jber.*, **7** : 411-495, pl. 17.
- SMITH, S. I., 1870. — Notes on American Crustacea. No. 1. Ocypodoidea. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.*, **2** : 113-176.

PLATE I

Glyptoplax consagae sp. nov., holotype ♂ 12.2 × 17.3 mm, Roca Consag, Gulf of California, Mexico : a, frontal view ;
b, carapace and chelipeds, dorsal view ; c, chelipeds, frontal view.



PLATE I

Landhoppers (Amphipoda, Talitridae) of the genus *Orchestia* of the Canary Islands

by Jan H. STOCK

Abstract. — *Orchestia canariensis* Dahl, 1950 (an endemic of Gran Canaria) is re-described, and *O. gomeri* n. sp. (an endemic of La Gomera) is described. They are compared with the closely related *O. chevreuxi* de Guerne, 1887 (an endemic of the Azores), and with *O. guancha* Stock & Boxshall, 1989 (an endemic of Tenerife). The record of *O. chevreuxi* from Fuerteventura by CHEVREUX (1900) supports on a erroneous identification of *O. gammarellus* (Pallas, 1766).

Résumé. — *Orchestia canariensis* Dahl, 1950 (endémique de Gran Canaria) est redécrite, et *O. gomeri* n. sp. (endémique de La Gomera) décrite. Elles sont comparées à l'espèce étroitement apparentée, *O. chevreuxi* de Guerne, 1887 (endémique des Açores), et à *O. guancha* Stock & Boxshall, 1989 (endémique de Ténérife). La présence d'*O. chevreuxi* à Fuerteventura, signalée par CHEVREUX (1900), repose sur une identification erronée d'*O. gammarellus* (Pallas, 1766).

J. H. STOCK, *Institute of Taxonomic Zoology, University of Amsterdam, P.O. Box 4766, 1009 AT Amsterdam, Netherlands.*

INTRODUCTION

Terrestrial Amphipoda of the Canary Islands have been subject of several previous studies (CHEVREUX, 1888, 1900; DAHL, 1950, 1967; ANDERSSON, 1962; STOCK & MARTIN, 1988; STOCK & BOXSHALL, 1989). If we exclude the halophilous forms (the so-called beachfleas), of which several species are known from the Canary Islands [*Orchestia gammarellus* (Pallas, 1766), *O. mediterranea* Costa, 1857, *Platorchestia platensis* (Kröyer, 1845), *Talitrus saltator* (Montagu, 1808)], there remain several species which are confined to the interior of the islands (landhoppers), often at considerable altitude (150-2000 m). Three genera of landhoppers are recorded from the Canarias: *Orchestia* Leach, 1814, *Talitroides* Bonnier, 1898, and *Palmorchestia* Stock & Martin, 1988. Of *Talitroides*, two species have been introduced accidentally from the Indo-Pacific region: *T. topitotum* (Burt, 1934) [= *T. pacificus* (Hurley, 1955)], and *T. alluandi* (Chevreux, 1896), both mainly restricted to cultivated areas at lower altitudes. *Palmorchestia* is a genus with two species, endemic to the island of La Palma. Up to very recently, only two landhoppers of the genus *Orchestia* were recorded: *O. canariensis* Dahl, 1950, from Gran Canaria, and *O. chevreuxi* de Guerne, 1877. STOCK & BOXSHALL (1989) showed that material identified as *O. chevreuxi* from Tenerife is not identical with topotypical *O. chevreuxi* from the island of Faial in the Azores. They proposed the name *O. guancha* for the taxon from Tenerife.

CHEVREUX (1900 : 4) lists "*O. chevreuxi*" not only from Tenerife, but also from Gran Canaria, Fuerteventura, and La Palma. Thanks to the courtesy of Dr. J. FOREST (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), we were enabled to re-examine several of CHEVREUX's samples. The comparison of this material, with recently collected samples from Tenerife, La Gomera, La Palma, and Gran Canaria, showed that none of the specimens belonged to the real *O. chevreuxi*. CHEVREUX's material from Fuerteventura consists of *O. gammarellus*, that from Gran Canaria of *O. canariensis*. The specimens from La Palma belong to the genus *Palmorchestia*. Finally, the form from La Gomera proved to be a new species, described in this paper.

The samples recorded in this paper are preserved in the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN), and in the Zoölogisch Museum, Amsterdam (ZMA).

***Orchestia canariensis* Dahl, 1950**

(Figs 1-2)

O. canariensis Dahl, 1950 : 195-198, figs. 1-8; ANDERSSON, 1962 : 217.

O. chevreuxi; CHEVREUX, 1900 (*non* DE GUERNE, 1887) : 4 (Gran Canaria records only).

MATERIAL (all from Gran Canaria). — 16 specimens, "Melita" Stn. 281, Barranco de los Laureles, alt. 500 m, 8 Jan. 1890 (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, MNHN Am 4370). [We were not able to retrace a locality with exactly the same orthography. Most probably the material was collected in the Barranco del Laurel. SW of Firgas, ca. 28°04'30" N-15°37' W]. — 2 specimens, Pinar d'Agaëte, alt. 1000 m, 3 Jan. 1890 (MNHN Am 4371). — 3 specimens, Gran Canaria, no details, no date, alt. 1000 m (MNHN Am 4373). — 1 specimen, canales de Temisas, alt. ca. 800 m, 30 March 1989 (Zoölogisch Amsterdam, ZMA Amph. 108.603).

DESCRIPTION

Adult ♂ 15.5 mm, ovigerous ♀ (12 eggs) 11.5 mm. Eye (in preserved state) not strongly pigmented, light brown, circular (fig. 1a). Live specimen greenish.

Antenna 1 reaching to end of peduncle segment 4 of antenna 2; flagellum 6-segmented, similar to that of *O. gomeri* n. sp. Antenna 2 (fig. 1b) : Peduncle of ♀ slightly weaker than that of ♂; flagellum 20-segmented.

Left lacinia mobilis 4-dentate.

Maxilliped : Inner lobe distally with 3 short, triangular spines. Palp segment 2 with mediiodistal lobe; segment 4 small but not fused with segment 3.

Gnathopod 1 (fig. 1c, g) : Coxal plate (♂, ♀) less triangular than DAHL's fig. 1 suggests. Basis (♂, ♀) without proximo-anterior row of bristles on medial surface. Carpus of ♂ with strong posterior swelling, of rounded-triangular shape, proximal margin longer than distal margin; that of ♀ not strongly swollen (DAHL's figures 1 and 7 do not quite do justice to the shape of the carpus of both sexes). Propodus of ♂ (fig. 1d) with distally dilated posterior margin; claw shorter than palm; palmar margin convex; propodus of ♀ (fig. 1h) almost rectangular; palmar margin concave; claw longer than palm.

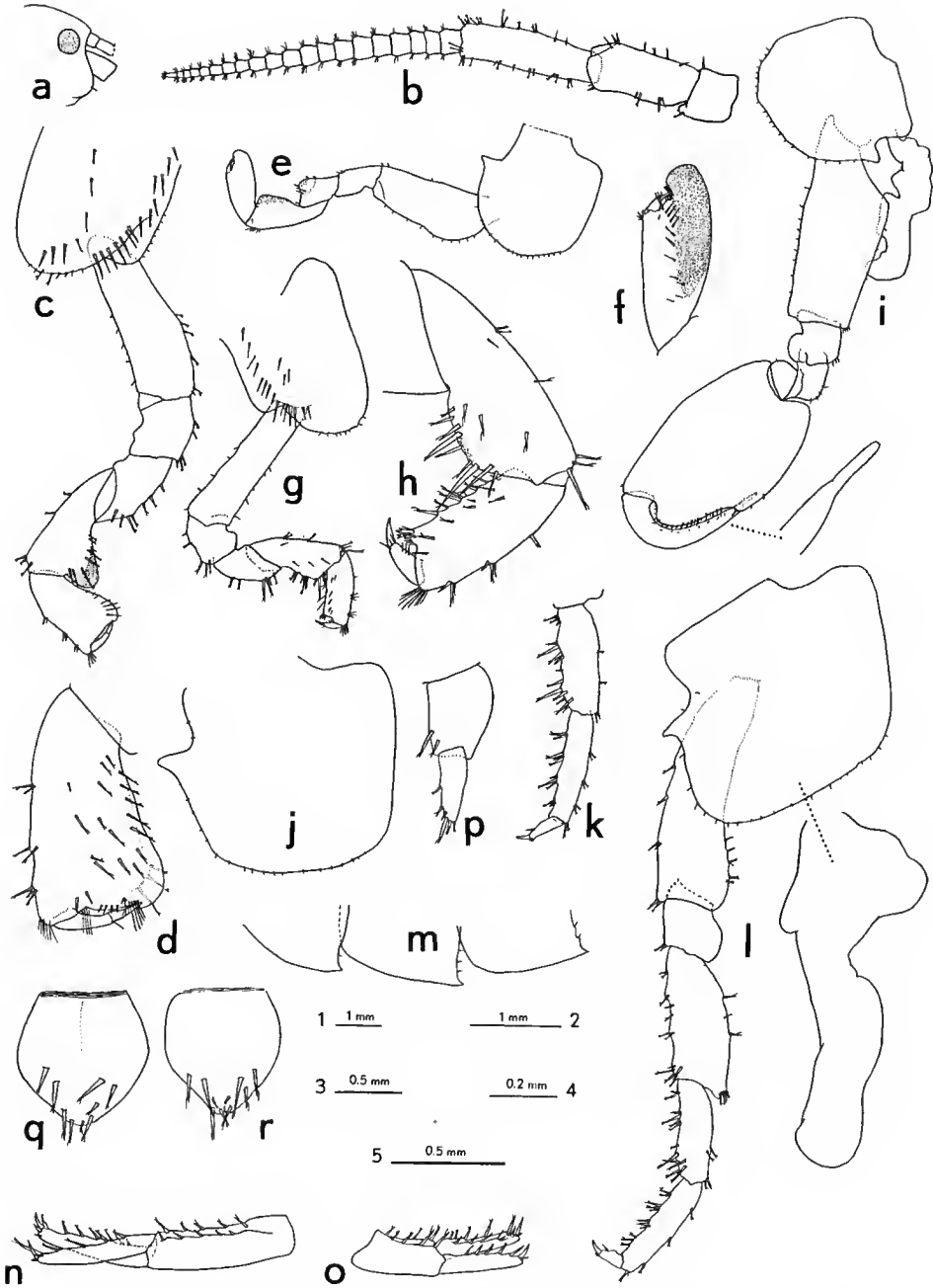


FIG. 1. — *Orchestia canariensis* Dahl, 1950, from Barranco de los Laureles, Gran Canaria. a, head, ♂ (scale 1); b, antenna 2, ♂ (2); c, gnathopod 1, ♂ (3); d, propodus of gnathopod 1, ♂ (4); e, gnathopod 2, ♀ (2); f, propodus of gnathopod 2, ♀ (5); g, gnathopod 1, ♀ (3); h, carpus and propodus of gnathopod 1, ♀ (4); i, gnathopod 2, ♂ (2); j, coxal plate 3, ♂ (3); k, distal segments of pereopod 3, ♂ (3); l, pereopod 4, ♂ (3); m, epimeral plates 1 to 3, ♂ (3); n, uropod 1, ♂ (2); o, uropod 2, ♂ (2); p, uropod 3, ♂ (5); q, telson, ♂ (5); r, telson, ♀ (5).

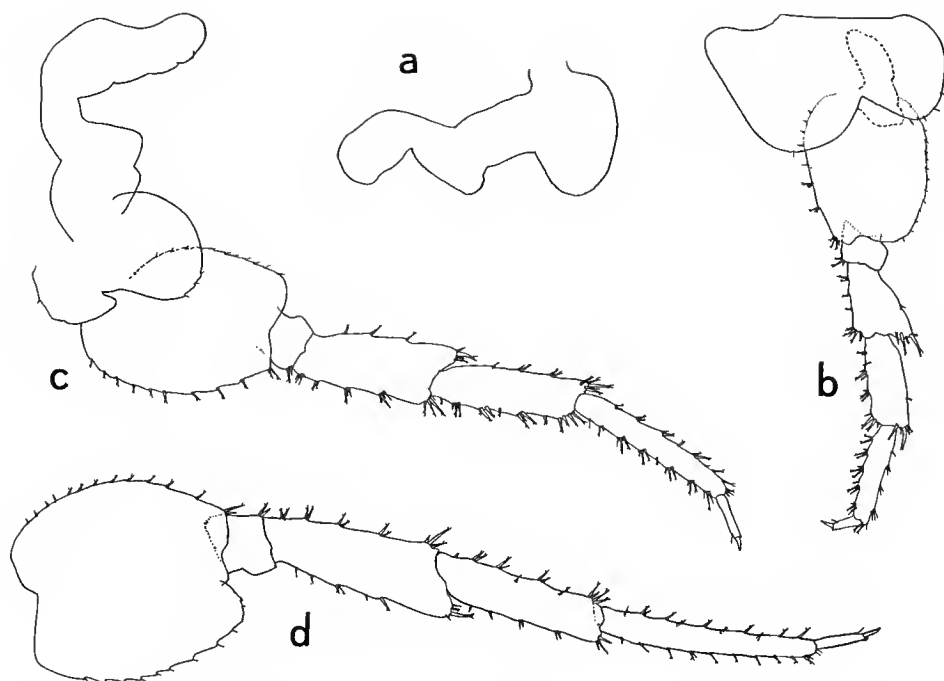


FIG. 2. — *Orchestia canariensis* Dahl, 1950, ♂, from Barranco de los Laureles, Gran Canaria. a, coxal gill of pereionite 3 (scale 5); b, pereiopod 5 (2); c, pereiopod 6 (2); d, pereiopod 7 (2).

Gnathopod 2 (fig. 1e, i) : Coxal plate (♂, ♀) of normal shape (posterior pointed projection not very large, posteroproximal emargination almost rectangular), illustrated incorrectly in DAHL's fig. 2. Coxal gill (♂, ♀) ribbon-shaped, reaching far beyond middle of basis. Posterior margin of basis (♂) with angular bent. Anterior margin of basis (♀) with modest, rounded swelling. Ischium of ♂ markedly L-shaped. Meral expansion of ♀ stronger than that of ♂. Carpus of ♀ long, with modest posterior lobe; carpus of ♂ very small. Propodal palm (♂) with shallow notch near tip of finger, and strong sinus near base of finger. Tip of finger (♂) obtuse, distal part distinctly narrower than rest of finger. Propodus of ♀ (fig. 1f) mitten-shaped, distal lobe overreaching finger.

Pereiopod 3 (♂, ♀) : Coxal plate slightly deeper than wide; posterior pointed projection well-developed, postero-proximal emargination more or less rectangular (fig. 1j). Coxal gill ribbon-shaped, lobate, reaching almost to end of basis (fig. 2a). Merus as long as propodus. Claw not "pinched", cuspidactylate (fig. 1k).

Pereiopod 4 (♂, ♀) (fig. 1l) : Coxal plate wider than plate 3; posterior point and emargination as in plate 3. Coxal gill overreaching basis. Merus slightly shorter than propodus. Claw "pinched".

Pereiopod 5 (fig. 2b) without sexual dimorphism, shorter than P6. Coxal gill small; coxal plate anterolobate, large. Merus very short, distally strongly widened. Claw short.

Pereiopod 6 (fig. 2c) without sexual dimorphism, shorter than P7. Coxal gill large, coxal

plate postero-lobate, small. Propodus slender, with ca. 8 groups of spines on anterior margin. Claw very thin and slender.

Pereiopod 7 (fig. 2d) : Coxal plate almost non-lobate. No coxal gill. No sexual dimorphism. Basis with somewhat overhanging postero-ventral lobe. Propodus slender, with ca. 10 (groups of) spines on anterior margin. Claw as in P6.

Epimeral plates (fig. 1m) with pointed postero-ventral corner; posterior margin with several setules, that of plate 3 serrate; ventral margin unarmed.

Pleopods : Peduncle unarmed, as long as endopodite; endopodite slightly longer than exopodite; both rami 10-segmented.

Uropod 1 (fig. 1n) : Exopodite with fewer dorsal spines (4-6) than endopodite (6-7). No interramal spine.

Uropod 2 (fig. 1o) : Peduncle and rami with several spines.

Uropod 3 (fig. 1p) : Peduncle as long as ramus, with 2 distal spines. Ramus with 2 or 3 dorsal spines and 3 or 4 distal spines.

Telson (fig. 1q, r) as long as wide, not cleft or with very shallow cleft; distal half with 3 to 6 dorsal spines; distal margin with 3 to 5 spines.

REMARKS

This species is closely related to the landhopper of the Azores, *Orchestia chevreuxi* de Guerne, 1887. *O. canariensis* agrees with *O. chevreuxi* in the absence of a row of bristles in the proximal part of the basis of gnathopod 1 (♂, ♀), in the drawn out, obtuse claw of gnathopod 2 (♂), in the contour of the proximal part of the palmar margin of gnathopod 2 (♂), etc.

Differences with *O. chevreuxi* are found in the carpus and propodus of pereiopods 6 and 7 (more elongate and with more groups of spines in *chevr.*), coxal gill of pereiopod 6 (much smaller in *chevr.*), the slightly smaller lobe of the basis of pereiopod 7 of *chevr.*, the less clearly L-shaped ischium of gnathopod 2 (♂) in *chevr.*, and the less pronounced palmar sinus at the basis of the claw in gnathopod 2 (♂) of *chevr.*

Orchestia gomeri n. sp.

(Figs. 3-4)

MATERIAL (all from La Gomera, Canary Islands). — 1 ♂ holotype, 1 ♀ ovig. allotype, 25 paratypes. Parque Nacional del Garajonay, Barranco El Carmen, alt. ca. 800 m, 21 Apr. 1987. (Holotype, allotype and 21 paratypes ZMA Amph. 108.607; 4 paratypes MNHN Am. 4375). — 5 paratypes, Parque Nacional del Garajonay, above Ermita de N.D. de Guadeloupe, alt. ca. 1000 m, 22 Apr. 1987 (ZMA Amph. 108.608). — In both localities, the animals were found in very humid conditions (banks of a spring and of a stream).

DESCRIPTION

Body length of ♂ and ovigerous ♀ (7 eggs) 14 mm. Colour : dark greenish. Eye black, round (fig. 3a).

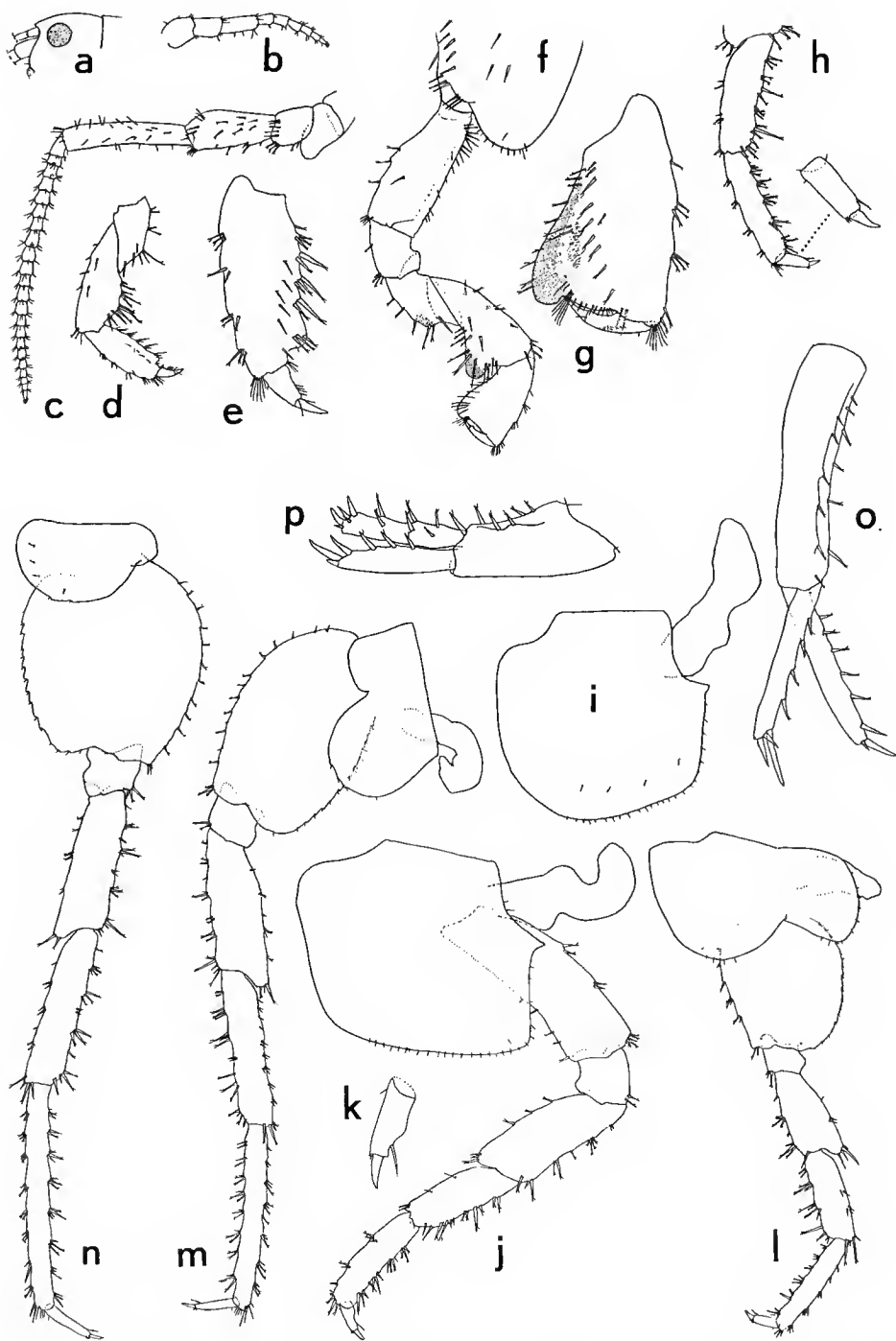


FIG. 3. — *Orchestia gomeri* n. sp., paratypes. a, head, ♀ (scale 1); b, antenna 1, ♂ (2); c, antenna 2, ♂ (2); d, gnathopod 1, ♀ (3); e, propodus of gnathopod 1, ♀ (4); f, gnathopod 1, ♂ (3); g, propodus of gnathopod 1, ♂ (4); h, pereiopod 3, ♂ (3); i, coxal plate 3, ♂ (4); j, pereiopod 4, ♂ (3); k, claw of pereiopod 4, ♂ (4); l, pereiopod 5, ♂ (2); m, pereiopod 6, ♂ (2); n, pereiopod 7, ♂ (2); o, uropod 1, ♂ (3); p, uropod 2, ♂ (3).

Antenna 1 (fig. 3b) reaching slightly beyond distal end of peduncle segment 4 of antenna 2. Peduncle segment 3 longest. Flagellum 6-segmented.

Antenna 2 (fig. 3c) without conspicuous sexual dimorphism. Flagellum of adults 18- to 22-segmented.

Mandibular left lacinia mobilis 4-dentate.

Distal margin of inner lobe of maxilliped with 3 short, triangular spines. Palp segment 2 with median lobe; palp segment 4 small but not fused with segment 3.

Gnathopod 1 of ♂ (fig. 3f, g) : Shape of coxal plate as in related species. Basis with row of bristles in proximal part, on anterior side of medial surface. Carpus and propodus similar to those of *O. canariensis*.

Gnathopod 1 of ♀ (fig. 3d, e) : Coxal plate and basis as in ♂. Posterior margin of carpus convex but not clearly lobate. Posterior margin of propodus strongly spinous; palm strongly concave; claw longer than palm.

Gnathopod 2 of ♂ (fig. 4a) : Coxal plate with inconspicuous posterior projection; proximoposterior emargination regularly convex (not angular as in *O. canariensis*). Coxal gill slightly smaller than in *O. canariensis*. Posterior margin of basis gently curved (not angular). Ischium of "normal" shape, not so markedly L-shaped as in *O. canariensis*. Palm of propodus gently curved; proximal notch (near tip of claw) hardly indicated; distal sinus (near implantation of claw) practically absent. Claw drawn out into narrow, obtuse tip, as in *O. canariensis*.

Gnathopod 2 of ♀ (fig. 4b) : Coxal plate as in ♂. Anterior side of basis swollen. Carpus and propodus resembling those of *O. canariensis*. Oostegite elongate-ovate, reaching to middle of merus, marginal armature of ca. 25 straight setae.

Pereiopod 3 (♂, ♀) (fig. 3h, i) : Coxal plate as deep as wide, with small posterior point and regularly curved emargination. Coxal gill much shorter than basis. Merus as long as propodus. Claw not pinched.

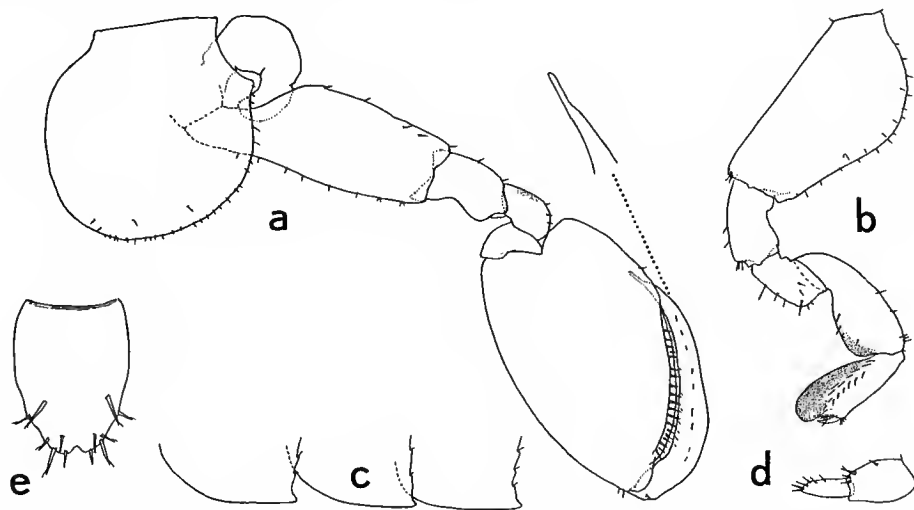


FIG. 4. — *Orchestia gomeri* n. sp., paratypes. a, gnathopod 2, ♂ (scale 3); b, gnathopod 2, ♀ (3); c, epimeral plates 1 to 3, ♂ (2); d, uropod 3, ♂ (3); e, telson, ♀ (5).

Pereiopod 4 (♂, ♀) (fig. 3j, k) : Coxal plate wider than deep, posterior point small, sharp ; proximoposterior emargination shallow, regularly convex (not angular). Coxal gill shorter than basis, much smaller than in *O. canariensis*. Merus shorter than propodus. Claw slightly "pinched".

Pereiopods 5 to 7 without sexual dimorphism ; P5 (fig. 3l) much shorter than P6 (fig. 3m) ; P6 slightly shorter than P7 (fig. 3n). Coxal gill of P5 small, as in *O. canariensis*, that of P6 much smaller than in *O. canariensis*. Merus of P5 more elongate and less widened than in *O. canariensis*. Posteroventral lobe of basis of P7 less overhanging than in *O. canariensis*. Propodus of P6 and P7 elongate, anterior margin with ca. 8 groups of spines. Claw of P6 and P7 slender, as in *O. canariensis*.

Epimeral plates (fig. 4c) with small posterior tooth ; posterior margin slightly serrate, with minute setules.

Pleopods : Peduncle unarmed, slightly longer than rami ; rami 8- to 9-segmented.

Uropods (figs. 3o, p ; 4d) resembling those of *O. canariensis*.

Telson (fig. 4e) longer than wide ; disto-medial notch wide, but not deep ; armed with 2 pairs of dorsal spines, a variable number of distal spines (3 to 4 per telson half) and no or 1 disto-lateral spine.

ETYMOLOGY. — The island of La Gomera, and the new species, derive their name from Genesis X, 2 (Gomer, son of Japhet, grandson of Noah).

REMARKS

The new species is closely related to the other terrestrial *Orchestia* species from Macaronesia : *O. chevreuxi* de Guerne, 1887 (Azores), *O. guancha* Stock & Boxshall, 1989 (Tenerife), and *O. canariensis* Dahl, 1950 (Gran Canaria).

In the absence of a strong palmar notch near the tip of the claw of gnathopod 2 (♂), in the distal narrowing of the obtuse claw of the same appendage, and in the richly spinous propodus of pereiopod 7 (♂, ♀), it agrees with *O. canariensis* and *O. chevreuxi*. In the presence of a row of bristles in the proximal part of the basis of gnathopod 1 (♂, ♀) it corresponds with *O. guancha*.

Other differences with *O. canariensis* are enumerated in the above description (small size of posterior tooth on coxal plates 2 to 4 ; shallow, rounded postero-proximal emargination of same coxal plates ; merus of pereiopod 5 not strongly widened ; telson more elongate in shape).

Additional differences from *O. chevreuxi* are the presence of dorsal spinules on the ramus of uropod 3, and the shape of the coxal plates 2 to 4.

Orchestia guancha Stock & Boxshall, 1989

O. guancha Stock & Boxshall, 1989 : 46-48, figs. 1-5.

"*O. chevreuxi*" (non de Guerne, 1887) ; Tenerife records of CHEVREUX, 1888, 1900 ; DAHL, 1950, ANDERSSON, 1962.

This is an endemic of the mountains in northern and northwestern Tenerife, where it occurs in moist places between 100 and 2000 m a.s.l. It can be distinguished at once from all

other Macaronesian talitrids by its large body size (up to 21 mm) and the morphology of the propodus of gnathopod 2 (♂): the palma possesses a deep emargination near the opposing tip of the claw, and the claw itself is pointed (not obtuse) and is not drawn out into a narrow distal part. Detailed illustrations of this species can be found in the publications of CHEVREUX (1900), ANDERSSON (1962), and STOCK & BOXSHALL (1989).

A rapid identification key to the 4 Macaronesian taxa of terrestrial *Orchestia* is presented below. Each taxon is endemic to a single island or groups of islands.

- 1a — Basis of gnathopod 1 (♂, ♀) with proximo-anterior row of bristles on median surface . . . 2
- b — Without row of bristles in that position 3
- 2a — Claw of gnathopod 2 (♂) gradually tapering, distally sharply pointed; palma of gnathopod 2 (♂) with deep emargination near palmar corner. Postero-ventral lobe of basis of pereopod 7 (♂, ♀) strongly overhanging *O. guancha* (Tenerife)
- b — Claw of gnathopod 2 (♂) with narrowly drawn out, obtuse tip; palma (♂) with very shallow emargination near palmar corner. Lobe of basis of P7 (♂, ♀) not strongly overhanging *O. gomeri* (La Gomera)
- 3a — Coxal gill of pereopods 3, 4, and 6 longer than basis (♂, ♀). Propodus of pereopod 7 (♂, ♀) ca. 1.25 times as long as carpus. Ischium of gnathopod 2 (♂) L-shaped *O. canariensis* (Gran Canaria)
- b — Coxal gill of pereopods 3, 4, and 6 shorter than basis (♂, ♀). Propodus of pereopod 7 (♂, ♀) more than 1.5 times as long as carpus. Ischium of gnathopod 2 (♂) "normal" *O. chevreuxi* (Azores)

In our opinion, at least *O. canariensis*, *O. chevreuxi*, and *O. gomeri* form a monophyletic group within the genus *Orchestia*. *O. guancha* might be closer to *O. gammarellus* (Pallas, 1766), living in salty, supralittoral conditions and known from Macaronesia, but unlike *O. gammarellus*, *O. guancha* lacks strong sexual dimorphism in pereopod 7.

Note on the occurrence of terrestrial talitrids on the other islands of the Canary archipelago, and on the alledged occurrence of Orchesia chevreuxi on Fuerteventura.

CHEVREUX (1900 : 4) records "*O. chevreuxi*" from various islands of the Canary archipelago. Re-examination of his material showed that the specimens recorded from Tenerife belong to *O. guancha*; those from Gran Canaria belong to *O. canariensis*, whereas a single adult male from Fuerteventura (locality not specified, altitude 200m), preserved in the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, under cat. nr. Am 4372, belongs to *O. gammarellus*, a common supralittoral species in the Canary Islands. Up to now, no "real" terrestrial talitrid is known from Fuerteventura, and in the light of the semi-arid conditions prevailing on the island, no such taxon is expected either. Similarly, no landhoppers are known from the dry islands Lanzarote, La Graciosa, and Allegranza. More surprisingly, and notwithstanding extensive search, no landhoppers have been found so far on the more humid island of El Hierro.

REFERENCES

- ANDERSSON, A., 1962. — On a collection of Amphipoda of the family Talitridae from the Canary Islands. *Ark. Zool.*, (2), **15** (11) : 211-218.
- CHEVREUX, E., 1888. — Note sur la présence de l'*Orchestia chevreuxi* De Guerne à Ténérife, description du mâle de cette espèce et remarques sur la locomotion de l'*Orchestia littorea* Montagu. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **13** : 92-96.
- DAHL, E., 1950. — On some terrestrial Amphipoda from the Canary Islands and Madeira. *Ark. Zool.*, (2), **15** (11) : 211-218.
- 1967. — Land amphipods from the Azores and Madeira. *Bolm. Mus. munic. Funchal*, **21** : 8-23.
- GUERNE, J. DE, 1887. — Notes sur la faune des Açores. *Le Naturaliste*, (2), **9** : 16.
- STOCK, J. H., & G. BOXSHALL, 1989. — Comparison between the landhoppers (Amphipoda, Talitridae) of the genus *Orchestia* from Tenerife (Canary Islands) and the Azores. *Beaufortia*, **30** : 45-54.
- STOCK, J. H. & J. M. MARTIN, 1988. — A new cavehopper (Amphipoda : Talitridae) from lava tubes in La Palma, Canary Islands. *J. nat. Hist.*, **22** : 1121-1133.

Achevé d'imprimer le 16 février 1990.

Le Bulletin du 2^e trimestre de l'année 1989 a été diffusé le 21 octobre 1989.

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 003 5

Les articles doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numérotier les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimie. (Format in-4°.)

Dernières parutions dans la série A

- T. 120 — MUÑOZ-CUEVAS (Arturo). — Développement, rudimentation et régression de l'œil chez les Opiliens (Arachnida). Recherches morphologiques, physiologiques et expérimentales. 1981, 117 p., fig., 10 pl.
- T. 121 — HUGOT (Jean-Pierre). — Les Syphaciinae (Oxyuridae) parasites de Sciuridés. Évolution des genres *Syphatineria* et *Syphabulea*. 1981, 64 p., fig.
- T. 122 — FELICE (Suzanne). — Étude anthropologique des quatre squelettes de Kader des monts Anémalé (Inde). 1981, 65 fig.
- T. 123 — Deuxième Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés. 1982, 326 p., fig.
- T. 124 — PAULIAN (Renaud). — Révision des Cératocanthides (Coleoptera, Scarabaeoidea) d'Amérique du Sud. 1982, 110 p., fig., 18 pl.
- T. 125 — MONNIOT (Claude) et MONNIOT (Françoise). — Les Ascidies antarctiques et subantarctiques : morphologie et biogéographie. 1983, 168 p., 27 fig., 5 tabl., 7 pl.
- T. 126 — CLASTRIER (Jean). — Ceratopogonidae des îles Seychelles (Diptera, Hematocera). 1983, 83 p., 38 fig.
- T. 127 — HOLYAK (D. I.) et THIBAUD (J.-C.). — Contribution à l'étude des oiseaux de Polynésie orientale. 1984, 209 p., 22 fig.
- T. 128 — ROUGEOT (Pierre-Claude). — Missions entomologiques en Éthiopie 1976-1982. Fasc. 11. 1984, 93 p., 9 fig., 18 pl.
- T. 129 — LEDOYER (Michel). — Les Gammariens (Crustacea, Amphipoda) des herbiers de phanérogames marines de Nouvelle-Calédonie (région de Nouméa). 1984, 113 p., 48 fig.
- T. 130 — DESCAMPS (Marius). — Revue préliminaire de la tribu des Copiocerini (Orth. Acrididae). 1984, 72 p., 136 fig.
- T. 131 — DUBOIS (Alain). — La nomenclature supragénérique des Amphibiens Anoures. 1984, 64 p., 1 pl.
- T. 132 — Vertébrés et forêts tropicales humides d'Afrique et d'Amérique. Entretiens du Muséum, décembre 1982. 1986, 304 p., 8 pl.
- T. 133 — Résultats des campagnes MUSORSTOM 1 et 11. Philippines, tome 2. 1986, 526 p., fig., pl.
- T. 134 — BRYGOO (Edouard-R.). — Les Gerrhosaurinae de Madagascar. Sauria (Cordylidae). 1985, 65 p., 18 fig.
- T. 135 — LEMIRE (Michel). — Contribution à l'étude des fosses nasales des Sauriens. Anatomie fonctionnelle de la glande « à sels » des Lézards déserticoles. 1986, 148 p., 33 fig., 11 pl.
- T. 136 — MONNIOT (C.) et MONNIOT (F.). — Les Ascidies de Polynésie française. 1987, 160 p., 55 pl. dessins, 5 pl. photos.
- T. 137 — FOREST (J.). — Les Pylochelidae ou « Pagures symétriques » (Crustacea Coenobitoidea). Résultats des campagnes MUSORSTOM : Philippines. Tome 3. 1987, 274 p., 82 fig., 9 pl. phot.
- T. 138. — ÉRARD (C.). — Écologie et comportement des gobes-mouches (Aves : Muscipapinae, Platysteirinae, Monarchinae) du Nord-Est du Gabon. Vol. 1 : Morphologie des espèces et organisation du peuplement. 1987, 256 p., 94 fig., 1 carte, 10 pl. phot.
- T. 139. — DUBOIS (A.). — Le genre en Zoologie : essai de systématique théorique. 1988, 132 p., 2 fig., 2 tabl.
- T. 140. — DUBOIS (A.). — The genus in Zoology : a contribution to the theory of evolutionary systematics. Version française du tome 139, 1988, 124 p., 2 fig., 2 tabl.
- T. 141. — HUGOT (J.-P.). — Les Nématodes Syphaciinae, parasites de Rongeurs et de Lagomorphes. Taxonomie. Zoogéographie. Évolution. 1988, 153 p., 47 fig., 5 tabl.
- T. 142. — TILLIER (S.) (Coordonné par). — Zoologia Neocaledonica. Volume 1. Publié avec le concours de l'ORSTOM. 1988, 158 p., nbx tabl. et illustr.

